Studien
zur Regeneration und Polarität der Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

Hohen Philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München.

vorgelegt von

Josef Doposcheg-Uhlár

k. und k. Hauptmann d. R.

aus Klagenfurt, Österreich.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1911.

Studien
zur Regeneration und Polarität der Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

Hohen Philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München.

ACAD. LUDW. BAT. BIBL.

vorgelegt von

Josef Doposcheg-Uhlár

k. und k. Hauptmann d. R.

aus Klagenfurt, Österreich.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1911.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Zweiter Band. (Der ganzen Reihe 102. Band.) Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen.

Von **J. Doposcheg-Uhlár.**

(Mit 32 Abbildungen im Text und 7 Tafeln.)

Vorliegende Arbeit behandelt zum großen Teile Fragen und Probleme, die Goebel in den Kapiteln „Regeneration“ und „Polarität“ seiner „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen“ [1]) zur Sprache bringt.

Es wurde untersucht:

1. Die Regeneration an Farnkeimpflanzen (pag. 1).
2. Die Regeneration an Farninternodien (pag. 7).
3. Die Sproßregeneration an Stelle von abgeschnittenen Adventivwurzeln bei Lycium halimifolium (pag. 9).
4. Die Regeneration an Primärblättern von Begonia carolineaefolia (pag. 12).
5. Die Polarität der Internodien (pag. 18).
6. Die Regeneration und Polarität an Internodialstücken, die an der Sproßachse durch zwei Schnitte isoliert wurden (pag. 22).
7. Die Regeneration von Laubsprossen und Zwiebelknöllchen bei den Gesneraceen (pag. 31).

1. Regeneration an Farnkeimpflanzen.

Daß embryonales Gewebe in erster Linie zur Regeneration befähigt ist, wurde durch viele Versuche verschiedener Forscher festgestellt.

Soll Dauergewebe den Ausgangspunkt eines Regenerates bilden, so muß dasselbe zu diesem Zwecke erst wieder in den embryonalen Zustand übergeführt werden [2]).

Ein Zwischenstadium zwischen diesen beiden Geweben bildet das Gewebe der Keimpflanzen, welches, wie Goebel [3]) zeigte, hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit dem embryonalen Stadium noch näher steht als das Dauergewebe. Die Plastizität desselben ist viel größer als bei letzterem und die Rückkehr zum embryonalen Stadium leichter.

Durch Goebel's [4]) Untersuchungen wurde ferner bekannt, daß Keimpflanzen bezüglich der Regenerationsfähigkeit sich vielfach anders verhalten, als dieselbe Pflanze im späteren Lebensstadium. So können an Primärblättern verschiedener Farne 1. neue Farnpflanzen, 2. Prothallien, 3. Mittelbildungen zwischen Farnpflanzen und Prothallien ent-

stehen. Auch an den Stämmchen[5]) der Farnkeimpflanzen können bei der Regeneration Prothallien auftreten.

Da über die Art und Weise der Regeneration der Farnkeimpflanzen bis nun keine weiteren Untersuchungen vorlagen, so wurden an einer Reihe von Keimpflanzen verschiedenen Alters und dementsprechend verschiedener Organisationshöhe Regenerationsversuche angestellt.

Als Versuchspflanzen dienten Athyrium filix femina, Osmunda regalis, Nephrodium molle und Pteris serrulata.

A. Athyrium filix femina.

Keimpflanzen, ein bis zwei Primärblätter stark, wurde der Vegetationspunkt, welcher dem Blattstiele des ersten Keimblattes ansitzt, durch einen Schnitt parallel zur Längsachse entfernt, so daß nur mehr die Wurzel und das eine Blatt vorhanden waren.

Die so operierten Pflanzen wurden auf Torfmull weiter kultiviert.

Nach ungefähr einer Woche machte sich eine Reaktion in der Weise geltend, daß einzelne Zellen oder Zellgruppen an der Schnittfläche sich vorwölbten (Taf. I, Fig. 1), miteinander verwuchsen und schon bald zur Bildung einer Scheitelzelle übergingen (Taf. I, Fig. 2), welche, wie die Folge zeigen wird, zuerst immer eine Blattscheitelzelle ist.

Diese noch indifferenten Zellgruppen können sich aber auch zu einem kugeligen, brombeerartigen Callusgebilde (Taf. I, Fig. 3) vereinigen, welches dann im apikalen Teile zur Anlage einer Scheitelzelle schreitet.

Fig. 4, Taf. I zeigt, daß in dieser Callusknospe der Gefäßbündelanschluß bereits zu einem Zeitpunkte erfolgte, da am Scheitel eine Scheitelzelle noch nicht aufgetreten war, also das normale Wachstum noch nicht begonnen und doch schon eine Differenzierung im Inneren stattgefunden hatte.

Die Herausbildung einer Scheitelzelle und die beginnende Teilungstätigkeit an derselben ist aus Fig. 5*a*, *b*, Taf. I zu ersehen.

Eine abnormale Regenerationsweise zeigt Fig. 6, Taf. I. — An der Verwundungsstelle entstand ein blattartiges Callusgebilde, ohne Vegetationspunkt, das sich gleichsam schützend um ein zweites Callusgebilde wölbt, welches ebenfalls noch keine Scheitelzelle besitzt, doch den Gefäßbündelanschluß bereits bewerkstelligte.

Abnormal ist auch das Regenerat Fig. 7 (*a* und *b*), Taf. I. — Dasselbe ist eine napfförmige Calluswucherung mit der Öffnung parallel zur Längsachse der Keimpflanze.

B. Osmunda regalis.

Keimpflanzen desselben Alters wie im vorhergehenden Falle, welchen der Vegetationspunkt ebenfalls durch einen Schnitt parallel zur Längsachse entfernt wurde, zeigen im Beginne einen ähnlichen Verlauf der Regeneration wie Athyrium filix femina.

Fig. 8, Taf. II ist gleichsam ein fortgeschrittenes Stadium der Fig. 2, Taf. I.

Bemerkenswert ist, daß die neuen Zellgruppen auch hier schon sehr bald zur Bildung von Blattscheitelzellen übergehen.

Von Osmunda regalis wurden auch ältere Keimpflanzen untersucht. — An Exemplaren mit vier bis fünf Primärblättern wurde der Vegetationspunkt durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse entfernt; derselbe ward jedoch so geführt, daß mindestens zwei Blätter behufs besserer Ernährung erhalten blieben.

In diesem Falle kann an der horizontalen Schnittfläche ein Wundgewebe(-Callus) entstehen (Taf. II, Fig. 9 *a*, *b*), welches die Wunde verschließt. Unter diesem Wundgewebe, acht bis zehn Zellschichten tiefer, bildet sich am Ende des Gefäßbündelstranges eine Gruppe von embryonalen Zellen, die nun zum Ausgangspunkte des Regenerates werden.

Dies geschieht in der Weise (Taf. II, Fig. 10 *a*, *b*), daß der Callus an verschiedenen Stellen auseinanderweicht und in mehrere blattartige Lappen zerreißt, welche den unter ihnen sich entwickelnden Vegetationspunkt schützend umhüllen. — Gleichzeitig hat sich im vorliegenden Falle das embryonale Gewebe bereits geformt und bildet einen nach unten gekehrten spitzen Kegel, der im Begriffe ist, in Scheitelzellwachstum überzugehen.

Einen weiteren Fortschritt in der Bildung des Vegetationspunktes zeigt Fig. 11, Taf. II, wo sich ein mittlerer vorgewölbter und zwei seitliche Teile erkennen lassen, dicht mit embryonalen Zellen erfüllt.

In Fig. 12 *a*, *b*, Taf. II sieht man die Ausbildung des ersten Blattes aus dem Callus unabhängig vom Sproßvegetationspunkte, und dependierend von diesem wahrscheinlich die Entstehung des zweiten Blattes.

Die Anlage des Vegetationspunktes ist demnach in den geschilderten Fällen endogen unter dem Schutze eines Wundgewebes am Ende des Gefäßbündelstranges.

Die Entwicklung der neuen Knospe stimmt insofern mit dem Wachstum der Keimpflanze aus der befruchteten Eizelle überein, als

auch hier zuerst ein Blatt (Keimblatt) und dann erst die Bildung des Sproßvegetationspunktes erfolgt.

Die Bildung des Regenerates kann aber auch ohne Wundgewebe erfolgen (Taf. III, Fig. 13). Die Callusknospe, an der bereits eine Art Epidermis von dem inneren, noch nicht differenzierten embryonalen Gewebe zu unterscheiden ist, durchbricht dann das abgestorbene Gewebe der Schnittfläche.

Der Anschluß an das Leitbündel ist durchgeführt.

Als Fortsetzung dieses Entwicklungsganges dürfte das Regenerat Fig. 14, Taf. III anzusehen sein. Die Callusknospe entwickelte sich zu einem Achsengebilde, an deren einem Ende das erste Blatt und an der Basis desselben der Sproßvegetationspunkt entstand.

Ein ebenfalls vorgeschrittenes Stadium an einer noch älteren Pflanze zeigt Fig. 15*a*, *b*, Taf. III. — Von den bereits vorhandenen zwei Blattanlagen ist das ältere das Keimblatt ohne Vegetationspunkt, während das jüngere Blatt, welches vom Sproßvegetationspunkt dependiert, schon eine Scheitelzelle aufweist.

Es tritt also auch hier wie bei Athyrium filix femina der Fall auf (Taf. I, Fig. 6), daß Blattgebilde ohne Vegetationspunkt entstehen können, welche wahrscheinlich lediglich dem Knospenschutze dienen dürften.

C. Nephrodium molle.

Von diesem Farne standen Keimpflanzen zur Verfügung, die bereits zur Bildung von Folgeblättern geschritten waren; ihr Stämmchen hatte einen Durchmesser von etwas mehr als 1 mm erreicht.

Der Vegetationspunkt wurde wieder durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse entfernt, so daß noch zwei bis drei Folgeblätter vorhanden waren.

Die Regeneration erfolgte hier in mannigfaltiger Weise.

Aus Fig. 16, Taf. III ist ersichtlich, daß am Rande der Schnittfläche, unmittelbar aus dem zu Tage liegenden Gewebe in der Nähe der Leitbündelendigung sich ein Zellhöcker bildete.

An der Schnittfläche selbst hatte sich sonst kein Wundgewebe entwickelt; die oberste Zellschicht ist nur gebräunt. Deren Zellwände sind nach außen nach Art einer Epidermis stark verdickt.

Im Gegensatz zu diesem Beispiele kann unter der Schnittfläche sich ein callusartiges Wundgewebe ausbilden (Taf. III, Fig. 17*a*, *b*), an dessem Rande das erste Blatt unabhängig von einem Sproßvegetationspunkte entsteht. Dieser wird erst an der Basis dieses Keimblattes angelegt.

Unter der neuen Oberfläche war hier auch eine lebhafte Cambiumtätigkeit entstanden, welche die Enden der nach links und rechts zu den Blättern abgehenden Gefäßbündelstränge miteinander in Verbindung brachte.

Ein Fortschritt des letzteren Vorganges ist aus Fig. 18, Taf. III zu ersehen, wo die beiden Gefäßbündelstränge durch Regeneration eines bogenförmigen Gefäßteiles tatsächlich vereinigt wurden und so für die Ernährung des jungen Gewebes eine breitere Basis geschaffen wurde.

Häufig nimmt das Regenerat auch seinen Ursprung in der Blattachsel eines stehengebliebenen Blattes (Taf. III, Fig. 19, Taf. IV, Fig. 20), wohl aus dem Grunde, weil hier die zugeführten Assimilate des Blattes sich stauen.

Es bildet sich zwischen dem zentralen Leibbündel und der Blattachsel ein Callushügel, der sich oberseits verbreitert und abflacht; an der neugebildeten apikalen Fläche desselben entstehen dann Blatt- und Sproßvegetationspunkt.

Noch einen anderen Fall weist Fig. 21, Taf. IV auf. — Der ganze Stumpf des Stämmchens hat sich über einem horizontal verlaufenden Gefäßbündelstrang zu einer kugeligen Callusknospe entwickelt; an der Basis desselben, in der Nähe eines Blattes, entsteht die erste Blattscheitelzelle.

Daß auf einer und derselben Schnittfläche mehrere Regenerate auf einmal entstehen können, ist aus Fig. 22, Taf. IV zu ersehen.

Wenn aber die Verwundung des Stämmchens eine zu große war, oder wenn aus einem anderen Grunde an der Schnittfläche eine Regeneration nicht möglich wurde, entsteht das Regenerat an irgend einer anderen Stelle am Stämmchen aus der unverletzten Epidermis (Taf. IV, Fig. 23 *a*, *b*).

Es kann aber letztere Art der Neubildung auch gleichzeitig mit einer Knospung an der Schnittfläche stattfinden, wie aus Fig. 24, Taf. IV zu ersehen ist, welches Präparat derselben Versuchspflanze wie Fig. 19, Taf. III entstammt.

Sahen wir in den eben geschilderten Fällen die Bildung einer Scheitelzelle schon bald nachdem die Wunde geschlossen war und bis auf einen Fall immer von der Schnittfläche aus entstehen, so kommen im folgenden Beispiele, daß sich ähnlich wie bei Osmunda (Taf. III, Fig. 14) die ganze Schnittfläche in ein walzenförmiges Callusgebilde fortsetzt. — Am äußeren Umfange desselben bilden sich Spreuschuppen und Drüsenhaare aus; der zentrale Gefäßstrang verlängert sich in dasselbe.

Das Regenerat erhält schließlich dorsiventralen Charakter, indem sich an der Basis desselben eine Scheitelzelle und zwar die Sproßscheitelzelle ausbildet (Taf. IV—V, Fig. 25, 26, 27, 28).

Dieses Callusgebilde ist als die Basis und der Stiel des ersten Blattes anzusehen.

Eine ganz konforme Tatsache wird im nächsten Abschnitte bei der Regeneration der Farninternodien uns wieder begegnen.

An dieser Callusknospe können, wie Fig. 27, Taf. V zeigt, auch prothalloide Auswüchse auftreten, eine Tatsache, die, wie eingangs erwähnt, bereits von Goebel[5]) für Keimpflanzen von Ceratopteris thalictroides nachgewiesen wurde.

D. Von Pteris serrulata, wurden Keimpflanzen mit entwickelten Folgeblättern untersucht.

Eine Pflanze (Taf. V, Fig. 29 *a* u. *b*) zeigte die Tatsache, daß sich abseits der Schnittfläche endogen eine Sproßanlage ausbildede, die erst nach Spaltung des sie umgebenden Parenchymgewebes zur weiteren Entfaltung gelangen konnte.

Sonst verhielten sich die Regenerate ähnlich wie bei Nephrodium molle.

Zusammenfassung.

Überblickt man die Resultate der vorliegenden Untersuchungen, so geben sie im allgemeinen wieder Zeugnis von der großen Reproduktionskraft, welche den Keimpflanzen auch der Farne eigen ist; ein abgeschnittener Vegetationspunkt kann unter günstigen Umständen nach einer Woche ersetzt sein.

Im Speziellen ergibt sich als gemeinsame Eigenschaft, daß die Regenerate, auf welchem Wege sie auch immer zustande gekommen sein mögen, den Entwicklungsgang durchlaufen, welcher auch der aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums entstehenden Keimpflanze zukommt — es wird immer zuerst ein Blatt unabhängig vom Sproßvegetationspunkte und hernach erst letzterer gebildet.

Dieselbe Erscheinung wurde auch von Kupper[6]) an blattbürtigen Knospen verschiedener Farne nachgewiesen. — Teleologisch ist dieses Verhalten nicht ganz erklärlich. — Bei der normalen Entwicklung aus der Keimpflanze ist es verständlich, daß die Pflanze trachtet möglichst bald ein Blatt zu produzieren, um mit Hilfe der gebildeten Assimilate das Wachstum zu fördern. Bei der regenerierenden Keimpflanze aber, die so wie so im Besitze des Assimilationsapparates

sich befindet, fällt genannter Umstand weg und es kommt dieses erste Blatt nur als Schutz für den Sproßscheitel in Betracht.

Im Beispiele von Osmunda regalis (Taf. III, Fig. 15) ist dieses erste Blatt auch eine Hemmungsbildung, ohne Scheitelzelle und ist im Wachstume auch bereits vom zweiten Blatte überholt.

Die Entstehung des Regenerates ist in der großen Mehrzahl der Fälle eine exogene — nur bei Osmunda und Pteris serrulata kann sie auch endogen sein: bei ersterer unter dem neu entstandenen Wundgewebe, bei letzterer im Parenchym des Stämmchens.

2. Regeneration an Farninternodien.

War im vorigen Abschnitte das bewurzelte, mit Assimilationsapparat versehene, jedoch des Vegetationspunktes beraubte Stämmchen der Keimpflanze das Versuchsobjekt, so soll im Folgendem die Regeneration an nur aus Dauergewebe bestehenden Rhizominternodien, die also weder aktive noch ruhende (Knospen)-Vegetationspunkte besitzen, untersucht werden.

Die Rhizome der meisten einheimischen Farne besitzen allerdings so kurze Internodien, daß sie für den gedachten Zweck unbrauchbar sind. — Doch wurden immerhin an Cystopteris fragilis und Phegopteris dryopteris brauchbare Versuchsobjekte gefunden.

Von ausländischen Farnen wurden untersucht Davallia dissecta, Polypodium repens, Polypodium leiorhizum.

Phegopteris dryopteris Fée.

Nachdem am 24. Mai 1—1½ cm lange Internodien in Torfmull gelegt worden waren, konnte an einzelnen Objekten schon anfangs Juli der Beginn von Sproßregeneration konstatiert werden, deren Verlauf nun geschildert werden soll.

Der Regenerationsvorgang beginnt damit, daß mehrere unter der Epidermis befindliche Reihen von Parenchymzellen an irgendeiner Stelle in Teilung eintreten (Taf. V, Fig. 30), wobei sich die Epidermis vorwölbt.

Diese zerreißt, die äußerste Zellschicht streckt sich und tritt über die Oberfläche hervor (Taf. V, Fig. 31).

Das immer mehr sich vergrößernde Zellgebilde kann sich nunmehr gleich von Anfang an in mehrere Äste teilen (Taf. V—VI, Fig. 32, 33, 33 *a*), oder es bildet sich eine geschlossene Calluswucherung, die erst später seitliche Äste austreibt (Taf. VI, Fig. 34, 34 *a*).

Fig. 33*a*, Taf. VI zeigt auch, daß jeder der drei parallel verlaufenden Äste im Begriffe ist, an seiner Spitze in (Blatt)-Scheitelzellwachstum überzugehen. — Auch ein Prokambiumstrang ist bereits angelegt. — Rhizoiden und Wurzeln sind noch nicht ausgebildet.

Aus Fig. 34 und 35, Taf. VI ist ferner zu ersehen, daß am Ursprungsorte des Regenerates Wundholz erzeugt wurde, an welches sich das neu gebildete Leitbündel anschließt. Fragt man sich nach dem Nutzen dieser Tracheidenplatte für den regenerierten Sproß, so kann man zu der Anschauung kommen, daß dieselbe für die Wasserleitung insofern zweckmäßig wäre, als sie nach Art eines Saugapparates (Haustoriums) in dem Parenchym des Internodiums die immer größer werdenden Ansprüche des Regenerates nach Wasser solange befriedigen könnte, bis letzteres imstande ist, durch Erzeugung von Wurzeln vom Mutterinternodium sich selbständig zu machen.

Wenn diese Tracheidenbildung vorher als Wundholz bezeichnet wurde, so ist dies nicht ganz richtig. Denn die Verwundung ist nur sekundär die Ursache der Holzerzeugung; das primäre ist die Bildung der Adventivknospe und erst infolge der Größenzunahme derselben wahrscheinlich durch einen von derselben ausgehenden Reiz oder durch sonstige Korrelationsverhältnisse, entsteht im Parenchym das Holz.

Küster[7]) nennt ähnliche Holzreaktionen „wundholzähnliche Gewebe“ „die nicht nach Verwundung, sondern unter Einwirkung irgendwelcher anderer Faktoren entstehen“.

Diese Holzbildung kann auch außerhalb des Internodiums inmitten der neuen Calluswucherung vor sich gehen (Taf. VI, Fig. 37).

Ein eigentümliches Verhalten zeigt die Knospe in Fig. 36, Taf. VI. Diese Knospe, an der bereits zwei Scheitelzellen entstanden sind, wird von einem Blattgebilde schalenartig umhüllt — ähnlich wie solche Bildungen bei Athyrium filix femina (Taf. I, Fig. 6) und auch bei Osmunda regalis (Taf. II, Fig. 10*a*) vorkamen.

Dieses Blattgebilde kann nun schon von Anfang an getrennt neben dem andern Knospenteil herangewachsen sein und sich erst im Verlaufe des Wachstums schützend übergeneigt haben, aber die Aufeinanderfolge der Zellenordnung in den benachbarten äußeren und inneren Zellreihen läßt auch der Ansicht Raum geben, daß beide Teile ursprünglich ein Ganzes waren und die Trennung erst nachträglich auftrat, ähnlich wie solche Trennung bei Osmunda (Taf. II, Fig. 11) und Pteris (Taf. V, Fig. 29) vorkam, wie sie in folgendem noch bei Cystopteris sich zeigen wird.

Im weiteren Entwicklungsgange der Knospe (Taf. VI, Fig. 37, 38) bildet sich das erste Blatt wieder unabhängig und vor dem Sproßvegetationspunkte.

Die ausgebildete junge Pflanze (Taf. VI, Fig. 38) zeigt bereits die charakteristisch langen Internodien und die Bildung von Wurzeln aus der Mitte des Stämmchens.

Aus der Schnittfläche fand bei den Internodien von Phegopteris dryopteris keinerlei Regeneration statt.

Cystopteris fragilis subsp. regia Bernouilli.

An den Internodien dieses Farns entstehen Regenerate auch an der apikalen Schnittfläche, indem die Zellen derselben Callus bilden, aus welchem das erste Blatt und die Stammknospe entstehen (Taf. VI, Fig. 39, 40).

Auch hier kann der Fall eintreten, daß sich die Callusknospe in zwei Teile teilt (Taf. VI, Fig. 40), an deren Basis und unter derem Schutze sich die Stammknospe entwickelt.

Daß die Regeneration aber auch wie bei Phegopteris aus der Rinde erfolgen kann, ist aus Fig. 41, Taf. VII zu erkennen, in der auch die Anlage des Sproßvegetationspunktes an der Basis des ersten Blattes bereits in fortgeschrittenem Stadium in Erscheinung tritt.

Erfolgt die Regeneration von der Schnittfläche aus, so können an derselben eine ganze Anzahl von Sprossen entstehen (Taf. VII, Fig. 42).

Davallia dissecta.

Die Internodien zeigten an den Schnittflächen nur Wundgewebe, eine weitere Reaktion unterblieb.

An den ausgelegten Internodien von Polypodium repens und Polypodium leiorhizum fand keinerlei Regeneration statt.

Die Regeneration der Farninternodien kann demnach endogen oder exogen erfolgen und stimmt mit der Regeneration der Keimpflanzen im allgemeinen überein.

3. Sprossregeneration an Stelle von abgeschnittenen Adventivwurzeln bei Lycium halimifolium.

Voechting[8]) hatte gefunden, daß vorjährige Zweige dieser Solanee, in den feuchten Raum gebracht, Sprosse an der Spitze, Wurzeln aber entlang des ganzen Zweiges austrieben, ohne Beziehung zur Polarität. An jungen diesjährigen Zweigen erfolgte jedoch die Bildung von Wurzeln nur an der Basis.

Um eventuell einen Einblick in diese gegensätzlichen Verhältnisse zu gewinnen, wurden am 9. Dezember an ca. 30 cm langen Zweigen alle sichtbaren Knospen und Wurzelanlagen entfernt. Letztere befinden sich sowohl oberhalb und unterhalb der Blattachselknospen, als auch zerstreut über die Internodien in der Rinde und ragen oft als kleine Höcker hervor.

Diese in den feuchten Glashafen gehängten Stecklinge zeigten bei der Untersuchung am 4. Januar an den apikalen und basalen Schnittflächen reichlich Callusbildung, und auch an den Knotenschnittflächen war mehr oder weniger Callus gebildet worden, ohne daß sonst irgendwelche Neubildung an den Calli dieser Schnittflächen zu erkennen war.

Wohl aber hatte sich mitten am Internodium eines Stecklings, in der oberen Hälfte desselben, ein Sproß, 1 cm lang, gebildet. Da bei ähnlichen Versuchen mit Lycium halimifolium Sprosse immer nur aus dem Gewebe in der Nähe der Blattinsertion und niemals am Internodium aufgetreten waren, so drängte sich der Eindruck auf, daß das Sproßregenerat an Stelle einer abgeschnittenen Wurzelanlage sich entwickelt hatte.

Die anatomische Uutersuchung schien diese Annahme zu bestätigen, doch konnten wegen zu weit vorgeschrittenen Wachstums die ursprünglichen Verhältnisse nicht mehr genau erkannt werden.

Es wurden daher unter denselben Bedingungen neue Stecklinge aufgehängt, nur mit dem Unterschiede, daß die Wurzelanlagen nicht ausgeschnitten wurden. Sie wurden zum Austreiben gebracht und erst wenn sie 1—2 mm über die Epidermis hervorragten, wurden sie entfernt, um so auch äußerlich sicher zu sein, daß man es wirklich mit einer Wurzel zu tun habe.

Tatsächlich gelang es, mehrere solcher Wurzelstümpfe zur Sproßregeneration zu bringen und deren Entwicklung in verschiedenen Stadien zu verfolgen.

Fig. 43, Taf. VII zeigt die junge Wurzel in dem Stadium, da sie im Begriffe ist die Epidermis zu durchbrechen.

Schneidet man nun die vorstehenden Wurzelteile ab (Taf. VII, Fig. 44), so überwallt das Rindengewebe den Wurzelstumpf, der sich auch an der Spitze mit Wundgummi anfüllt. In diesem den Wurzelstumpf umgebenden Rindenteile treten nun Wundholzknäuel auf (Taf. VII, Fig. 45), um welche sich ein Cambium bildet, das zum Ausgangspunkt des neuen Sprosses wird, nachdem vorher die Verbindung

mit dem Holzkörper des Stammes durch Tracheidenzüge hergestellt worden war.

Etwas veränderte Verhältnisse sind aus Fig. 46, Taf. VII zu ersehen. Hier war die Wurzel auf einem etwas jüngeren Stadium abgeschnitten worden, da ihr Holzkörper eine noch geringe Ausbildung hatte. Die Spitze des Wurzelrestes ist kugelig angeschwollen, das Tracheidenknäuel ist wieder vorhanden und ebenso die Verbindung mit dem Holze des Stämmchens. Seitwärts von dem Tracheidenknäuel befindet sich eine kugelige Ansammlung embryonaler Zellen, die sich am Präparate vom umgebenden Gewebe durch stärkere Tinktion abhebt, wahrscheinlich ebenfalls der Ausgangspunkt der neuen Knospe. Durch die Mitte des Wurzelstumpfes verlaufen die mit Wundgummi erfüllten Reste der alten Gefäße.

Die Ausbildung der jungen Knospe kann aber auch erfolgen, ohne daß sich ein Knäuel von Wundholz bildet (Taf. VII, Fig. 47). Das Regenerat setzt sich dann direkt mit der Basis der Wurzel in Verbindung.

Eine abnorme Regeneration des Holzteiles am stehengebliebenen Wurzelstumpfe zeigt Fig. 48, Taf. VII. An der Basis desselben hat sich die Holzbildung nach zwei Seiten fortgesetzt, so daß zwei kugelschalenförmige Holzkörper entstanden, welche in ihrem Innern Parenchymgewebe umschließen. Sie dürften wohl ebenfalls die Basis für Sproßbildungen sein. Es ist diese Holzkörperverbindung ein Analogon zu den Leitbündelverbindungen bei Nephrodium molle (Taf. III, Fig. 18).

Man kann also auf Grund der angestellten Untersuchungen nicht von einer direkten Umbildung einer Wurzel in einen Sproß reden, wie sie Goebel[9]) bei Anthurium longifolium nachwies, sondern es konnte nur festgestellt werden, daß durch das Abtrennen der Wurzel im embryonalen Gewebe des Wurzelstumpfes Bedingungen geschaffen wurden, welche die Regeneration eines Sprosses ermöglichten.

Es erinnert dieses Reproduktionsvermögen an die Fähigkeit der Seitenwurzeln an Hauptwurzeln in ihrem Ober- und Unterachseln Adventivsprosse zu bilden; im vorliegenden Falle aber sitzen die Wurzelanlagen an einer oberirdischen Sproßachse; auch kommen dieselben im normalen Leben der Pflanze niemals zum Austreiben.

Ferner beobachtete Beyerink[10]) bei Rumex Acetosella, daß ein in einer Achsel einer Seitenwurzel entstandener Sproßvegetationspunkt sich wieder in eine Wurzel rückverwandelte. Mehrfache in dieser Richtung vorgenommene Versuche konnten diese Angabe nicht bestätigen.

Der eingangs erwähnte Unterschied im polaren Verhalten verschieden alter Zweigstücke wurde durch andere Versuche bestätigt.

Fig. 49. Begonia carolineaefolia. Erwachsenes Blatt. $^1/_2$ nat. Gr.

4. Regeneration aus Primärblättern von Begonia carolineaefolia.

Begonia carolineaefolia Regel gehört zu den wenigen Arten der Begoniaceae, welche geteilte Blätter haben (Fig. 49). Auf dem 20—30 cm langen Blattstiel des ausgewachsenen Blattes sitzen 6 bis 8 Teilblätter von ca. 10 cm Spreitenlänge.

Am 15. Mai wurden zwei ausgewachsene Blätter aufrecht in Sand gesteckt. Da sich nach 14 Tagen beide Stecklinge bewurzelt hatten — und zwar sowohl am Rande als auch aus dem inneren Teile der Schnittfläche — wurden sie in Erde übersetzt. — In der zweiten Hälfte des Juli erschienen nunmehr am Callus des Schnittrandes die ersten Blätter, welche im Gegensatz zum Mutterblatt ungeteilt und ganzrandig waren, und auch die Schiefblattform noch nicht ausgeprägt hatten, also den Charakter eines Primärblattes trugen.

Fig. 50. Begonia carolineaefolia. Übergänge von Primär- zu Folgeblättern. Nat. Gr.

In der Folge traten Übergangsblätter auf (Fig. 50 *1*), welche bereits asymmetrisch waren mit mäßig gekerbtem Rande. Später wurden die Einschnitte immer tiefer (Fig. 50 *2*, *3*), bis beim vierten oder fünften Blatte (Fig. 50 *4*) die für Begonia carolineaefolia charakteristisch gefingerte Teilung erreicht war, wobei das längste Teilblättchen zurzeit der Entfaltung ca. 1 cm lang ist.

Von diesen verschiedene Entwicklungsstadien darstellenden Primärblättern wurden anfangs Oktober 12 Exemplare mit 1—1 $^1/_2$ cm Spreitenlänge gesteckt.

Es sollte hierbei untersucht werden, wie sich einerseits die eventuellen Regenerate dieser Primärblätter zu den Regeneraten der normal ausgewachsenen Blätter verhalten, andererseits ob sich innerhalb der Regenerate Verschiedenheiten ergeben, je nach dem sie von einem ungeteilten oder bereits geteilten Primärblatte entstammen.

Fig. 51. Begonia carolineaefolia. Übergangsblatt auf dem ungeteilten Stadium verharrend. $^3/_4$ nat. Gr.

Diese Primärblattstecklinge zeigten erst anfangs April des nächsten Jahres den Beginn einer Sproßregeneration und in der weiteren Entwicklung dieser Regenerate ergaben sich nun folgende Unterschiede gegenüber der Regeneration an den geteilten ausgewachsenen Blättern:

1. Das ganzrandige Stadium des Primärblattes dauert viel länger an; es treten vier bis fünf Blätter auf, welche entweder ganzrandig oder nur schwach gekerbt sind, während erst das fünfte oder sechste Blatt den Typus 1, Fig. 50 zeigt. Beim erwachsenen Blatte wird dieses Stadium mit dem zweiten oder dritten regenerierten Blatte erreicht.

2. Ein weiterer Unterschied zeigte sich darin, daß beim fortschreitenden Wachstume nicht wie bei den Regeneraten des ausgewach-

senen Blattes zur Bildung der geteilten Blätter übergegangen wird, sondern daß der Steckling auf dem ungeteilten Stadium längere Zeit verharrt, in diesem Stadium an Größe und Flächenausdehnung zunimmt und erst viel später zur Ausbildung der geteilten Blätter übergeht.

Während die Abbildungen Fig. 50 zeigen, wie die verschiedenen Entwicklungsstadien an ein und demselben ausgewachsenen Blatte nacheinander entstanden waren, ist der zuletzt geschilderte Unterschied zu dieser Ausbildungsweise aus Fig. 51 zu ersehen.

Die Blätter 3 und 4 (1 und 2 sind abgestorben) zeigen noch das symmetrische ganzrandige Stadium, während Blatt 5 (5 cm lang, natürliche Größe) auf Stadium 1 der Fig. 50 verharrte und hierbei eine abnorme Größe erreichte (5 cm Länge), ohne daß zu diesem Zeitpunkte ein anderes Blatt, das einen Fortschritt in der Entwicklung gezeigt hätte, vorhanden war.

Fig. 52 *a*. Begonia carolineaefolia. Dieselbe Pflanze 2 Monate später. $^1/_3$ nat. Gr.

Zwei Monate später — anfangs September — sieht man an derselben Pflanze (Fig. 52 *a*, *b*), daß nach diesem Blatte 5, dessen Spreite in der Länge noch um 4 cm, also auf 9 cm angewachsen war, noch ein eingeschnittenes Blatt 6 mit 8 cm Spreitenlänge und erst hernach Blatt 7, das geteilte Fiederblatt reproduziert wurde.

Das Stadium vom 2. Juli war von allen 12 Pflanzen mehr oder weniger erreicht worden; das letztere Stadium vom 2. Sept. nur von vier Pflanzen, da die Blätter der anderen infolge einer Pilzinfektion erkrankt und abgefallen waren.

Eine ähnliche Tatsache wurde bereits von Goebel[11]) bei Solanum tuberosum nachgewiesen. Die aus der Knolle normal entstehenden Pflanzen erzeugen zuerst 2—3 einfache, ungeteilte Blätter, auf welche

dann erst in progressiver Ausbildung die Fiederblätter folgen. Werden jedoch von der Knolle Knospen nur mit einem kleinen Stück Knollengewebe abgelöst und unter gute Kulturbedingungen gebracht, so bleibt die daraus erwachsende Pflanze ebenfalls längere Zeit auf dem Stadium der ungeteilten Blattbildung stehen; es können acht Blätter ungeteilt sein und erst das neunte Blatt beginnt mit der Fiederung

Goebel ist mit Recht der Ansicht, dieser Unterschied habe seine Ursache darin, daß in dem einem Falle die ganzen in der Knolle befindlichen Reservestoffe der Pflanze zur Verfügung stehen, die in dem anderen Falle mangeln, daß also die Möglichkeit eine höher gegliederte Blattform hervorzubringen an das Vorhandensein von Baustoffen in bestimmter Quantität und Qualität gebunden ist.

Fig. 52 *b*. Begonia carolineaefolia. Dieselbe Pflanze 2 Monate später. $^1/_2$ nat. Gr.

Bei Begonia carolineafolia sind die Gründe für die geschilderten Differenzen in der Ausbildung der Blattregenerate wohl ähnliche. Den Regeneraten des ausgewachsenen Blattes stehen die im dicken, fleischigen, wie schon erwähnt 20—30 cm langen Blattstiele aufgehäuften Baustoffe zur Disposition; außerdem gestattet die große Entwicklung der Blattfläche einen lebhaften und intensiven Nachschub der verbrauchten Assimilate. Im Gegensatz hierzu können die kleinen Primärblätter mit oft nur 1—2 cm Stiellänge und einer Spreitenlänge von 2 cm dem sich neubildenden Regenerate wohl nur sehr wenig Nahrungsstoffe liefern. Dazu kommt noch, daß in ersterem Falle die Entwicklung des Wurzelsystems eine raschere und reichlichere sein wird. Die dadurch ermöglichte raschere Aufnahme von Wasser und Aschen-

substanzen kommt den Regeneraten des ausgewachsenen Blattes ebenfalls zugute.

Ferner gibt auch der Umstand einen Ausschlag, daß die regenerierenden Primärblätter bald nach dem die Regenerate eine gewisse Größe erreicht hatten, zugrunde gingen und die Regenerate ausschließlich auf ihre eigene Ernährungstätigkeit angewiesen waren.

Teleologisch betrachtet haben letztere das Bestreben solange auf der Jugendform zu verharren bis sie durch Vergrößerung der Blattfläche und Kräftigung des Wurzelsystems imstande sind eine entsprechende Ernährungsarbeit zu leisten und erst dann zu der eine relativ größere Summe von Baustoffen erfordernden Folgeblätterbildung überzugehen.

Ähnliche Regenerationsverhältnisse hat auch Winkler[12]) bei den Regeneraten von Primär- und Folgeblättern von Passiflora coerulea beobachtet. Er fand, daß die ungeteilten Primärblätter länger auf dem Primärblattstadium verharren als die geteilten Folgeblätter, ist jedoch der Ansicht, „daß der Ort, an dem das Blatt an der Mutterpflanze stand, nicht nur Einfluß auf die äußere Form des Blattes, sondern auch auf die Qualität der von diesem regenerierten Sprosse hat".

Goebel[13]) ist bei diesem Beispiele der Meinung, daß mit dieser Auffassung Winkler's nur ein äußerer Umstand in den Vordergrund gestellt wurde, daß die Summe der zur Verfügung stehenden organischen Baumaterialien das Ausschlaggebende sei und die eben geschilderten Verhältnisse bei Begonia carolineaefolia scheinen Goebel's Auffassung zu bestätigen.

Daß nicht nur die Summe der organischen Baumaterialien in den Folgeblättern eine viel größere ist als in den Primärblättern, sondern auch der anorganischen, zeigt eine vergleichende Bestimmung der Aschenbestandteile.

Es wurden je 5 g lebendiger Substanz von Teilblättern eines Folgeblattes (und zwar nur von der oberen Hälfte, wo die Mittelrippen nicht so stark ausgebildet sind wie auf der unteren) und von ungeteilten Primärblättern, deren Spreite 4—5 cm lang war, hinsichtlich der Quantität ihrer Aschenbestandteile untersucht und gefunden, daß sich das Verhältnis im Folge- und Primärblatt wie 3,77 : 1 stellte, daß also in den Folgeblättern fast viermal so viel Aschenbestandteile vorhanden waren als in den Primärblättern.

Einen genaueren Einblick in diese Verhältnisse hätte man allerdings bekommen, wenn zur vergleichenden Wägung Primärblätter und

gefiderte Folgeblätter von gleicher Entwicklungsgröße — also ähnlich wie sie Fig. 50 zeigt — ausgesucht worden wären. Leider stand nicht eine genügende Anzahl zur Verfügung.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man die vergrößerte Primärblattform, wie sie in Fig. 51 zu sehen ist, für diejenige Blattform ansieht, aus welcher entwicklungsgeschichtlich das geteilte Blatt von Begonia carolineaefolia entstanden ist. Damit hätte man durch die Regeneration aus den Primärblättern ein Mittel um Verwandschaftsverhältnisse klar zu stellen. Darauf weist auch schon Goebel hin [34]).

Von Interesse sind noch zwei gesteckte, geteilte Primärblätter, welche zuerst auf der Basis der Teilblätter regenerierten, ohne daß daselbst Einschnitte gemacht worden waren. Der Beginn war am 15. Juni konstatiert worden. Erst einen Monat später traten auch an der Basis des Blattstieles Knospen auf, zu einer Zeit, da die regenerierten Blättchen auf den Fiedern des Mutterblattes die Zahl fünf bis sieben erreicht und also eine ziemliche Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche erzielt war. Ob diese nun erst die Ausbildung der Blätter an der Basis des Blattstieles ermöglichten, läßt sich natürlich schwer entscheiden. Jedenfalls war zur Ausbildung der Blättchen auf den Fiedern wenig Material notwendig, da sie keine Stiele hatten und den Teilblättern dicht aufsaßen, während der ziemlich tief in der Erde sitzende Blattstiel des Mutterblattes für die regenerierten Blätter zur Bildung der Blattstiele ziemliche Arbeit leisten muß, damit er dieselben ans Licht bringt.

Fig. 53. Begonia carolineaefolia. In der Mitte junger Blattsteckling mit Blattregeneration auf der Oberfläche der Teilblättchen. Die an der Basis des Stecklings entstandenen Blätter *1*, *2* traten erst nachher auf. $^3/_1$ nat. Gr.

Man könnte aber auch sagen, daß die Disposition der Pflanze zu regenerieren auf dem Fiederblättchen anfänglich eine größere, bessere gewesen sei, als an der Basis des Blattstieles, daß es aber in der Folge schwierig gewesen wäre, fünf bis sechs neu entstandene Vegetationspunkte durch den einen Blattstiel des Mutterblattes zu versorgen, und

daß demzufolge ein neuer Vegetationspunkt am normalen Orte entstanden war, wo die Ausbildung und Weiterentwicklung desselben eine viel günstigere ist. Fig. 53 zeigt eine solche Pflanze nach einer Aufnahme vom 22. September. Das Mutterblatt mit den regenerierten Blättchen auf den Teilblättern ging im November zugrunde.

Die Kultur der Primärblattstecklinge erfolgte bis zum Erscheinen ihrer Regenerate unter der geschlossenen Glasglocke, hernach unter der gehobenen Glasglocke bis zu dem Zeitpunkte, da die neuen Primärblätter ca. 2 cm Spreitenlänge hatten, sodann ohne Glocke.

5. Polarität der Internodien.

Mit der polaren Anordnung der Regenerate an vegetationspunktlosen Internodien hatte sich zuerst Vöchting[14]) beschäftigt.

Er hängte solche Internodien von Salix und Heterocentron diversifolium in einen feuchten Glashafen auf und fand, daß dieselben an der Basis Wurzeln, aber niemals Sproße, weder an der Spitze noch an der Basis regenerierten. Bei Begonia discolor entstanden umgekehrt Sprosse am apikalen Ende, aber niemals Wurzeln. Einzelne Internodien hatten Sprosse in von der Spitze herablaufender Reihe bis gegen die Mitte. Sehr häufig gingen die Internodien an der Spitze in Fäulnis über; dann aber traten Sprosse an der Basis, meist etwas entfernt von der Schnittfläche auf, zu einem Zeitpunkte, da die Fäulnis bis auf wenige Zentimeter von der basalen Schnittfläche entfernt war.

Aus diesen Versuchsergebnissen schließt Vöchting, daß ebenso wie bei den mit Vegetationspunkten (Achselknospenanlagen, Wurzelanlagen) versehenen Sproßstecklingen auch am vegetationspunktlosen Internodium der Gegensatz zwischen Spitze und Basis bestehe. „An der Richtigkeit dieser Anschauung ist wohl nicht zu zweifeln; ich bin überzeugt, daß die glücklichere Wahl geeigneterer Objekte ein stets positiv bestätigendes Resultat ergeben wird."

Nun scheinen mir aber die angeführten Versuche nicht genug beweiskräftig zu sein. Denn bei Salix und Heterocentron entstehen nur Wurzeln und zwar an der Basis. Es wäre aber die Ansicht nicht zurückzuweisen, daß, falls diese Internodien die Fähigkeit hätten Sprosse zu produzieren, diese ebenfalls an der Basis entstünden. Ebenso zeigt das von oben faulende Begonia-Internodium, bei dem die Sprosse an der Basis zu einer Zeit entstehen, wo die Fäulnis noch mehrere Zentimeter von der Basis entfernt ist, daß auch hier der Versuch nicht eindeutige Antwort gibt. Vöchting weist zwar den Gedanken zurück, daß die Entstehung der Sprosse in letzterem Falle eine will-

kürliche, der Polarität nicht entsprechende sei, und meint, daß durch das Faulen die Spitze nur immer tiefer nach abwärts verlegt werde.

Im Gegensatz zu diesem Versuchen fand Wakker[15]), daß die Internodien von Begonia discolor am basalen Ende Adventivknospen erzeugen.

Goebel[16]) ist in Hinsicht des letzteren Resultates der Ansicht, daß, da Begonia discolor eine Knollenbegonia ist, zur Zeit der Regeneration ein besonders lebhaftes Strömen von Assimilaten nach der Knolle stattgefunden hat und daher die Ansammlung von Baustoffen am basalen Ende resultiere.

Auch Winkler[17]) zeigte, daß internodiale Stücke von Passiflora coerulea Sprosse an der basalen Callusanschwellung bilden, also nicht polar regenerieren.

Bei Internodien von Peperomia rubella beobachtete er Wurzelbildung aus der basalen, Sproßbildung aus der apikalen Schnittfläche. Und zwar entstehen die Sprosse derart, „daß jedes der bei den Peperomien bekanntlich über den ganzen Stengelquerschnitt verteilten Gefäßbündel einen Sproß bildete".

Es ist dies scheinbar der einzig bekannte Fall, das Sproßinternodien in streng polarer Weise Sprosse und Wurzeln regenerierten.

Bei meinen Versuchen, die hauptsächlich an Indernodien verschiedener Begoniaceen ausgeführt wurden, zeigte sich immer ein von der Polarität mehr oder weniger abweichendes Verhalten.

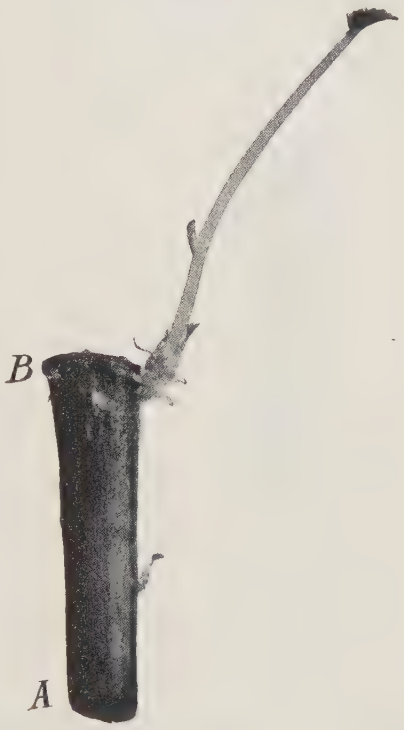


Fig. 54. Begonia discolor. Internodialstück mit Sproßregeneraten aus der Epidermis. *A* Apikaler, *B* basaler Pol. Nat. Gr.

Begonia discolor.

A. Von sechs im feuchten Glashafen aufgehängten Internodien (drei aufrecht, drei verkehrt) regenerierten drei.

Nr. 1 (aufrecht hängend) erzeugte an der Basis einen Sproß, nach dem es von der Spitze her, wie bei Vöchting's Versuchen, in Fäulnis übergegangen war.

Nr. 3 bildete einen Sproß in der Mitte, ohne zu faulen.

Nr. 4 (verkehrt hängend) (Fig. 54) regenerierte oben, am basalen Ende acht Sprosse, von denen einer im Wachstum schon sehr vorgeschritten war; ein Sproß erschien aber auch auf der unteren Hälfte, gegen den apikalen Pol zu und zwar zu einem späteren Zeitpunkte, als der eben genannte am basalen Ende.

B. Von sechs mit der Basis in feuchten Sand gesteckten Internodien regenerierte eines einen Sproß in der Mitte des Internodiums. Wurzeln wurden in beiden Versuchsreihen nicht gebildet.

Die Anordnung der Sproßregenerate deckt sich also in den untersuchten Fällen zum Teil mit den Resultaten Wakkers, zum Teile tritt aber als neu in Erscheinung, daß Sprosse auch in der Mitte des Internodiums auftreten können.

Fig. 55. Begonia rex. Internodialstück mit Sproß und Wurzelregeneraten. *A* apikaler, *B* basaler Pol. $^3/_4$ nat. Gr.

Begonia Rex.

Die normalen Pflanzen dieser Begonie haben ganz kurze Internodium, da die Blätter und Blattnarben eng gedrängt aneinander sitzen. Es ist daher nicht möglich, ein für den Versuch brauchbares Internodien herauszuschneiden.

Mitte Dezember fiel mir aber in einem Glashause des botanischen Gartens eine Pflanze auf, welche, nachdem sie längere Zeit in der eben beschriebenen Weise gewachsen war, plötzlich ein Internodien von 1 dm Länge ausgebildet hatte. Dieses wurde herausgeschnitten und aufrecht in dem feuchten Glashafen gehängt. Nach einem Monat waren aus den Lentizellen der Basis zahlreiche Wurzeln und außerdem, ebenfalls an der Basis, vier Sprosse entstanden (Fig. 55).

Es war also auch hier die Polarität der Sprosse abnormal, und zwar bei gleichzeitigem Auftreten von Wurzeln am normalen Entstehungsort.

Begonia Credneri.

Internodiale Stücke derselben regenerierten nur Wurzeln an der Basis.

Gar keine Regeneration erfolgte bei Internodien von Begonia Duchartri, — hybrida Präsident Carnot, — semperflorens, — scabrida und bei mehreren Hybriden von Knollenbegonien, während die Blatt- und Sproßstecklinge dieser Pflanzen in normaler Weise regenerierten.

Wohl aber reagierten von Knollenbegonien (Gartenhybriden) Knollenteilstücke. Der Versuchsknolle war zuerst durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse der Scheitelteil entfernt, sodann der restierende Teil durch einen Schnitt parallel zur Längsachse in zwei Teile

geteilt worden. Diese vegetationspunktlosen Teilstücke regenerierten entweder nur Sprosse und zwar nahe der Mitte der mit der Längsachse parallel laufenden Schnittfläche, oder nur Wurzeln aus der Epidermis ohne polare Anlage.

Lycium halimifolium.

Von 12 Internodien, 2—3 cm lang, bildeten 10 Wurzeln, alle am apikalen Ende. Dieses Resultat ist hier aber nicht maßgebend, da sich bei Lycium halimifolium, wie schon früher angeführt, in der Rinde Wurzelanlagen befinden, die äußerlich nicht immer zu erkennen sind.

Oxalis Acetosella.

Es entstanden nur Wurzeln ganz ohne Regel, bald am apikalen, bald am basalen Ende, oder in der Mitte.

Farne.

Die schon früher besprochenen Internodien von Cystopteris und Phegopteris regenerierten nur Sprosse, ebenfalls ganz unregelmäßig in der Anordnung.

Es läßt sich nun nach den angeführten Versuchsergebnissen der Eindruck nicht von der Hand weisen, daß hinsichtlich der Anordnung speziell der Sproßregenerate eine gewisse Willkür oder Zufälligkeit bestimmend sei.

Versucht man den Ursachen dieser Erscheinung näher zu treten, so muß man zuerst die Verhältnisse an der unverletzten Pflanze ins Auge fassen. In derselben herrscht ein Strömen von Baustoffen in verschiedenen Richtungen: Von den Wurzeln steigt das Wasser mit den anorganischen Elementen zu den Sproßvegetationspunkten und den Blättern; von den Blättern und den assimilierenden Sproßteilen geht einerseits zu den Sproßvegetationspunkten, andererseits zur Wurzel und den Reservestoffbehältern ein Strom von organischen Baustoffen. Derselbe Strom von organischen Baustoffen zieht andererseits zur Zeit der Entwicklung der Pflanze aus den unterirdischen Reservestoffbehältern gleichzeitig mit den anorganischen Baustoffen zu den Sproßvegetationspunkten.

Sachs und Goebel vertreten die Ansicht, daß zur Sproßbildung anderes Baumaterial nötig sei als zur Wurzelbildung, und speziell Goebel zeigte in verschiedener Weise, daß die Vegetationspunkte und deren embryonales Gewebe als Anziehungszentren der verschiedenen Baumaterialien fungieren.

Schneidet man nun von einer Pflanze einen Sproßteil, jedoch mit latenten Sproß- oder Wurzelanlagen versehen, heraus, so werden die latenten Anlagen aktiv und es sind hinsichtlich der nun auftretenden Polarität dieselben Verhältnisse gegeben wie an der unverletzten Pflanze,

da ja wiederum die neuen Vegetationspunkte als Anziehungszentren wirken und die polare Anordnung der Adventivorgane verursachen.

Ganz anders sind jedoch die Verhältnisse an vegetationspunktlosen Internodien. Welche Einflüsse durch das Herausschneiden in dem außerordentlich komplizierten Nährstoffströmen stattfinden, weiß man nicht. Embryonale Substanz ist anfänglich nur im Cambium vorhanden, später in den an der Schnittfläche auftretenden Kallus oder Wundkorkbildungen. Da eben an diesen Schnittflächen ein lebhaftes Wachstum stattfindet, ist es erklärlich, daß sie wiederum als Anziehungspunkte für die Nahrungsstoffe fungieren, daß sich in der Nähe derselben Material ansammelt, welches dann zum Ausgangspunkte von Neubildungen dient. Ist jedoch die Wachstumstätigkeit an den Schnittflächen eine geringe, so daß sich in der Nähe derselben kein besonders geeigneter Ort für Neubildungen bietet, so sucht die embryonale Substanz, das Cambium, sich einen anderen Weg und einen anderen Ort für die Neubildung. Dieser bietet sich nun zufällig, je nach dem sich für die Überführung der Dauerzellen in das embryonale Stadium nach den individuellen Verhältnissen des Internodiums die Möglichkeit hierzu ergibt. Diese Anschauung würde das Auftreten eines Sprosses in der Mitte eines Internodiums verständlich machen.

Ähnliche Verhältnisse nimmt Goebel [18]) bei den vegetationspunktlosen Wurzelstücken von Ophioglossum an, bei denen Knospen ohne polare Verteilung entstehen.

Wir sehen also als Resultat dieser Untersuchungen, daß an Internodien die Sproßregenerate an beliebigem Orte auftreten, daß Wurzeln, wenn sie überhaupt erzeugt werden, zumeist polar angeordnet sind.

Da die Regeneration an Internodien bis nun nur wenig studiert wurde, käme es in Zukunft darauf an, die Gründe dieser Abweichungen von dem normalen Verhalten zu erkennen, die Anordnung der Regenerate eventuell experimentell zu beeinflussen, um so vielleicht in das Wesen der Polarität einen besseren Einblick zu gewinnen, als es bis nun möglich war.

Einen ersten Beginn in dieser Richtung soll nachfolgende Versuchsreihe bieten.

6. Regeneration und Polarität an Internodien, die durch Einschnitte an der Sproßachse isoliert wurden.

An 12 kräftig entwickelten Pflanzen von Begonia discolor, welche am untersten Internodium einen Sproßdurchmesser von 6—8 mm hatten und noch nicht im Stadium der Blütenbildung waren, wurden am 26. Mai an diesen Internodien durch zwei in entgegengesetzter

Richtung geführte Schnitte Teilstücke isoliert. Hierbei wurden die Schnitte so tief geführt, als es nur möglich war, ohne eine gänzliche Trennung herbeizuführen. Die Schnittflächen wurden zur Desinfizierung mit Holzkohlenstaub bestreut, zwischen dieselben Deckgläschen eingeschoben, um das Verwachsen hintanzuhalten.

Der ganze Sproß wurde auf diese Weise in drei Teile zerlegt; ich nenne sie Gipfel-, Mittel- (Internodium)- und Wurzelteil (Fig. 56).

Der Versuch sollte in erster Linie dartun, inwieweit an den so isolierten Internodialstücken Regenerate auftreten, ob in ihrer Anordnung eine Gesetzmäßigkeit zum Ausdrucke kommt, ferner ob sich infolge der Störung der Leitungsbahnen ein Einblick in die Stoffleitung ermöglichen ließe.

Fig. 56. Begonia discolor. Isolierung eines internodialen Teilstückes. *G* Gipfel, *M* Mittel-(Internodium), *W* Wurzelteil. $^1/_5$ nat. Gr.

Nach dem die operierten Pflanzen durch einige Tage in einem Glaskasten vor allzu großen Transpirationsverlusten geschützt worden waren, und sie sich soweit erholt hatten, daß die schlaffen Blätter wieder turgescent waren, kamen sie in das Gewächshaus, wo sie unter den für Begonia discolor normalen Kulturbedingungen gehalten wurden.

Schon 14 Tage nach der Operation waren bei drei Pflanzen an der Basis des Gipfelteils aus Lentizellen Wurzeln hervorgetreten und in den ersten Julitagen zeigten sich auch am Mittel- und Wurzelteil verschiedener Pflanzen Regenerate. Da jedoch die Wurzeln, bevor sie noch ganz ausgewachsen waren, infolge zu geringer Luftfeuchtigkeit eintrockneten, wurde der Stamm in der Gegend der Schnittstellen mit feuchtem Sphagnum umwickelt und die Pflanzen in dieser feuchten Hülle durch eine Woche belassen.

Am 14. Juli zeigten nach Entfernung der Sphagnumhüllen eine Anzahl von Pflanzen folgende Bilder (Fig. 57—59).

Der Gipfelteil hatte sowohl auf der Seite, auf welcher der Schnitt geführt wurde, als auch auf der entgegengesetzten Seite aus Lentizellen Wurzeln regeneriert.

Am Wurzelteile zeigten sich auf der Schnittseite nahe dem Schnittrande und auch etwas tiefer aus der Epidermis hervorgetretene Sprosse.

Diese beiden Teile wiesen also die normale polare Verteilung der Regenerate auf.

Bevor ich die Regenerate des Mittelteiles bespreche, muß bemerkt werden, daß derselbe eine dem Gipfel- und eine dem Wurzelteil verbundene Seite hat; ich nenne sie der Kürze halber die Gipfel- und die Wurzelteilseite.

Fig 57. Begonia discolor. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *S* Sprosse am Wurzelteil, *Wm* Wurzeln auf Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Am Mittelteile waren nun Wurzeln auf der Gipfelteilseite (aus der Epidermis und aus der Schnittfläche) und Sprosse auf der Wurzelteilseite aufgetreten. Letztere hatten ihren Ursprung in der Epidermis oder in dem Calluswulst des Schnittrandes.

Es hatte also eine Beeinflussung des Mittelteils (Internodiums) in der Weise stattgefunden, daß der wurzelbildende Gipfelteil im Mittelteil eine Wurzelsphäre und umgekehrt der Wurzelteil eine Sproßsphäre erzeugte. Die Polarität war demnach aus der Vertikalen in die Horizontale verschoben worden, so daß auf der einen Seite des Mittelteils Wurzeln, auf der andern Sprosse entstanden waren.

Gegenüber den Regeneraten an den vegetationspunktlosen Internodien von Begonia discolor der früheren Versuchsreihe wird hier besonders auffällig die Beeinflussung von seiten der Vegetationspunkte. Der Wurzelteil regeneriert streng polar die Sprosse an der Spitze,

der Gipfelteil desgleichen Wurzeln an der Basis. Ebenso fällt die Wurzelbildung am Mittelteil auf, während in allen früheren Versuchen die Internodialstücke von Begonia discolor niemals Wurzeln produzierten, sei es, daß sie im feuchten Raume oder in Erde kultiviert wurden.

Herr Geheimrat v. Goebel hatte die Liebenswürdigkeit, einen noch nicht veröffentlichten Versuch, dessen Resultat mit der eben gezeigten Wurzelbildung des Ober- und Mittelteiles in Parallele gebracht werden kann, mir zur Verfügung zu stellen.

Internodien von Sambucus nigra, welchen am apikalen Ende ein Blatt belassen worden war, wurden in der Mitte eingeschnitten, teils auf der Seite unterhalb des Blattes, teils auf der entgegengesetzten Seite. Diese in Erde gesteckten Internodien regenerierten Wurzeln in der Nähe der Schnittstelle und zwar immer auf der dem Schnitte abgekehrten Seite, also dort, wo die Leitungsbahnen mit dem Blatte nicht unterbrochen worden waren.

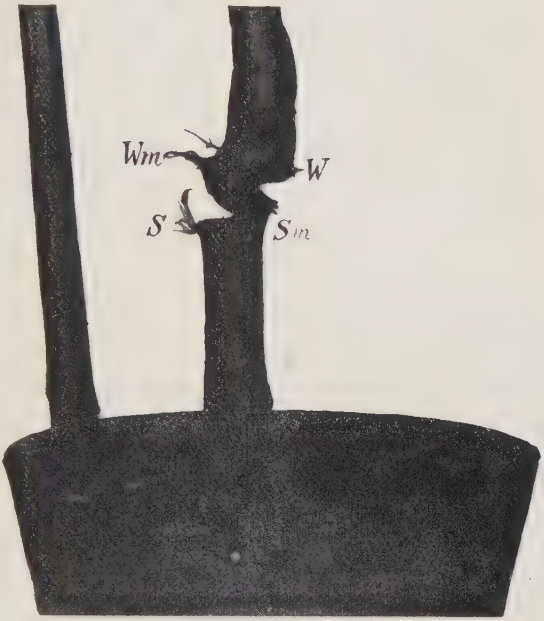


Fig. 58. Begonia discolor. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *S* Sprosse am Wurzelteil, *Wm* Wurzeln auf der Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Fig. 59. Begonia discolor. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *Wm* Wurzeln auf der Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Es trat also auch in diesem Versuche eine Abhängigkeit zwischen Wurzelbildung und assimilierender Blattfläche auf.

Es zeigte sich ferner bei den Versuchspflanzen von Begonia discolor, daß der Mittelteil seine basale Schnittfläche außerordentlich verbreitert hatte; an derselben war reichlich Kallusbildung aufgetreten und die Schnittränder wulstartig aufgedreht. Der Flächeninhalt der basalen Schnittfläche des Mittelteils war bei einer Pflanze fast doppelt so groß geworden als die apikale Schnittfläche des Wurzelteils.

Ebenso war die Callusbildung an der basalen Schnittfläche des Gipfelteiles eine reichliche, wenn auch nicht in dem Maße wie beim Mittelteile.

Demgegenüber ist auffällig, daß die apikalen Schnittflächen des Wurzel- und Mittelteiles an Flächenausdehnung und an Callusbildung gegenüber den vorgenannten basalen Flächen weit zurückstanden. Es fand also eine starke Bevorzugung des Wachstums der basalen Schnittflächen statt.

Die eben geschilderte Anordnung der Regenerate war bei allen Pflanzen durchwegs dieselbe; nur trat sie nicht an jedem Exemplar in

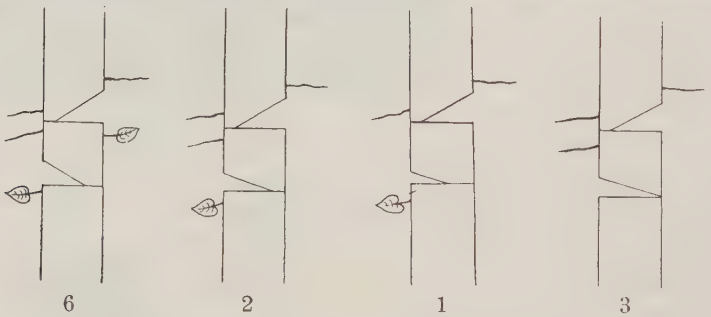


Fig. 60. Begonia discolor. Erklärung im Text.

der genannten Vollständigkeit auf. Es konnte an einem oder anderen Teile die Ausbildung der Wurzeln oder Sprosse unterbleiben, wahrscheinlich je nach der individuellen Disposition der einzelnen Pflanzen.

Nachstehende schematische Aufzeichnungen (Fig. 60) zeigen, daß sechs Pflanzen an allen drei Teilstücken, in der zuerst geschilderten Weise,

zwei Pflanzen am Mittelteil keinen Sproß,
eine Pflanze „ „ keine Wurzel und keinen Sproß,
drei Pflanzen „ „ und am Wurzelteil keinen Sproß

regenerierten.

Es war ferner bis Ende Juli in der bis nun geschilderten Anordnung der Regenerate bei den 12 Pflanzen keine Ausnahme gemacht worden. Erst bei einer Untersuchung am 17. August wurde bei einer

Pflanze eine Sproßbildung auf der Gipfelseite des Mittelteils bemerkt, an einer Seite, wo also Wurzeln hätten auftreten sollen (Fig. 61). Doch zeigt die Stellung des Mittelteils, daß dessen basale Schnittfläche, wie auch die nachfolgende anatomische Untersuchung erwies, zu diesem Zeitpunkte schon in die Sphäre des Wurzelteils einbezogen worden war, daß auch durch die reichliche Holz- und Callusbildung die anfänglichen Verhältnisse verwischt worden waren.

Schon Ende Juli begannen die Pflanzen Blütenknospen anzusetzen und Mitte August befanden sich alle im blühbaren Zustande. Da die Knollenbegonien jedoch bald nach der Blütenbildung einziehen, wurden, um das vegetative Wachstum möglichst lange hinauszuschieben, die Blütenknospen immer wieder abgeschnitten.

Fig. 61. Begonia discolor. *S* Sproßregenerat am Wurzelteil, an dessen Basis sich eine Internodiumsknolle entwickelt; S_1 spät aufgetretenes Sproßregenerat an der Gipfelteilseite des Mittelteils. $^3/_4$ nat. Gr.

Begonia discolor hat nun die Eigenschaft, daß sie im Herbste nach der Blütenbildung außer der unterirdischen Internodialknollen auch oberirdisch, in den Blattachseln, Sproßknöllchen ausbildet.

Die operierten Pflanzen traten demnach in der zweiten Hälfte des September in dieses Stadium, indem in allen Blattachseln Knospen auftraten, von rosafarbigen Deckblättchen eingehüllt, ähnlich den Blütenknospen.

Eine eigentümliche Erscheinung zeigten die vom Wurzel- und Mittelteil regenerierten Sprosse, indem sie nicht nur Knöllchen in den Blattachseln anlegten, sondern auch das mit der Mutterachse in Verbindung stehende basale Internodium in eine Knolle umwandelten. Dieselbe war im Gegensatze zu den grünen Sproßachsen hellweiß und auf dem ganzen Umfange voll von Wurzelanlagen, die dem Gebilde das Aussehen einer stumpfstacheligen Kugel gaben (Fig. 61, 62, 62*a*, 63).

Es zeigt hier also der regenerierte Sproß eine Abweichung in der Art der Ablagerung der Reservestoffe von den normalen Seitenzweigen der Hauptachse, welche ja nur Achselknöllchen erzeugten. Der regenerierte Sproß weist das Verhalten des Hauptsprosses auf, der eben Achselknöllchen und eine basale Internodiumsknolle in der Erde ausbildete.

Fig. 62. Begonia discolor. *S* Sproßregenerat mit basaler Internodiumsknolle *K*, S_1 späte Sproßregenerate am Mittelteil. Nat. Gr.

Fragt man nach dem Grunde dieser außergewöhnlichen Ausbildung einer Internodiumsknolle an der Basis eines Seitensprosses, so drängt sich der Gedanke auf, daß für den von den Blättern des regenerierten Sprosses nach abwärts gerichteten Strom der Assimilate an der Übergangsstelle in dem Muttersproß ein Hindernis vorhanden gewesen sein muß, welches das Abströmen derselben zur Erdknolle verhindert und die Ansammlung derselben in der Nähe des Hindernisses in einer Luftknolle verursacht hatte.

Fig. 62*a*. Begonia discolor. Dieselbe Pflanze wie vorher mit Sproßknöllchen K_1 und K_2. Nat. Gr.

Die anatomische Untersuchung dieser Stelle ergab nun tatsächlich abnormale Verhältnisse. Schon äußerlich fällt auf, daß der regenerierte Sproß mit verhältnismäßig dünner Basis an dem Muttersprosse ansitzt. Dieses dünne, zwischen Knolle und Sproßachse des Muttersprosses befindliche Gewebestück zeigt auf dem Längsschnitte (Fig. 64), daß der größte Teil des zentralen Gewebes durch ein sehr stark entwickeltes Wundholzknäuel eingenommen wird, dessen Ausbildung in diesen Maße

sowohl der Wasserleitung, als auch der Befestigung des abnormal ansitzenden Sprosses gedient haben mag. Dem gegenüber konnte die Ausbildung von Siebröhren in diesem Falle entweder garnicht oder nur in ganz spärlicher Zahl konstatiert werden. Auch das dieses Holzgewebe umgebende Parenchym ist abnormal weitlumig und hat stark verdickte Zellwände. Andererseits zeigt der Sproß apikalwärts der Knolle ein ganz normal ausgebildetes Leitbündelsystem.

Da Czapek[19]) durch seine Versuche an Vitisblättern nachweisen konnte, daß der Massentransport der Assimilate nicht in den Parenchymzellen, sondern in den Siebröhren stattfindet, eventuell auch noch in den dieselben umgebenden Leitscheiden, wie Schimper[20]) glaubte, so wäre das Fehlen dieser Leitungsgewebe in dem vorliegenden Falle ein neuer Beweis für die Ansicht Czapek's. Aus den Fig. 62 u. 62 *a* ist ferner zu ersehen, daß auf der Wurzelteilseite des Mittelteils ziemlich spät noch Sproßregenerate auftraten, die dann ohne weitere Längenentwicklung bald in Sproßknöllchen übergingen, ähnlich und gleichzeitig mit den übrigen Achselknöllchen der Pflanze. Da diese Sproßknöllchen des Mittelteiles ihre Assimilate nur von dem Chlorophyllapparat des Muttersprosses bekommen konnten, so ist ersichtlich, daß an den Schnittstellen die Verhältnisse für die Stoffleitung eine ausreichende war.

Fig. 63. Begonia discolor. *S* Sproßregenerate am Wurzel- und Mittelteil mit basalen Knöllchen, S_1 spätes Sproßregenerat, *K* Sproßknöllchen.

Die anatomische Untersuchung der Schnittstellen des Hauptsprosses zeigte eine außergewöhnlich reiche Holzentwicklung an den basalen Schnittflächen des Gipfel- und Mittelteiles; dieselben waren auf ihrer ganzen Fläche mit Holzparenchym bekleidet.

Es führte demnach die Wasserleitung vom Wurzelteil über das die Verbindung herstellende Rindenstück zum Mittelteil, in diesem entlang der basalen Holzfläche zum Rindenverbindungsstücke mit dem Gipfelteil und entlang der basalen Holzfläche des letzteren weiter nach aufwärts.

Die Wiederherstellung der gestörten Leitungsbahnen an den operierten Pflanzen erfolgte schon sehr bald; denn die nach der Verwundung schlaff herabhängenden Blätter wurden schon nach 4—5 Tagen wieder turgeszent.

Anfang Juli wurde auch der Versuch gemacht 1. ein längeres Internodialstück, 2. einen Knoten durch zwei Schnitte zu isolieren. Für jeden Fall wurden drei Pflanzen verwendet. Die Operation gelang, wie die Fig. 65 u. 66 zeigen, doch trat bis zum Ende der Vegetationsperiode keinerlei Regeneration auf, wahrscheinlich wohl deshalb, weil der Versuch zu einer Zeit ausgeführt worden war, da das Wachstum der Pflanzen schon zu weit vorgeschritten war. Die früheren Versuche waren um mehr als einen Monat vorher angestellt worden.

Zur selben Zeit wurde der Schnittversuch auch an drei Pflanzen von Begonia semperflorens ausgeführt. Zwei derselben hatten Mitte August am Mittelteil auf der Oberteilseite Wurzeln getrieben, doch blieb eine weitere Regeneration aus.

Fig. 64. Begonia discolor. Längsschnitt durch die basale Knolle eines regenerierten Sprosses. *S* Sproßachse, *K* Knolle, *W* Wundholzknäuel im Verbindungsstücke zwischen Regenerat und Muttersproßachse. 5mal vergr.

Derselbe Versuch wurde Mitte Juli auch an sieben Pflanzen von Gesnera graciosa angestellt. Sie befanden sich noch im vegetativen Stadium, Blütenknospen waren noch nicht angelegt.

Diese Pflanzen erholten sich nur sehr langsam und zeigten sich auch nicht so reaktionsfähig wie Begonia discolor. Doch hatten sie einen Monat nach der Operation (Mitte August) ihre Achselknospen ausgetrieben und Blütenstände angelegt und Ende Oktober zeigten die sechs Pflanzen (eine war zugrunde gegangen) folgende Erscheinungen:

Vor allem fiel eine lebhafte Callusbildung auf, die sich an den Schnitträndern geschwulstartig vorwölbte (Fig. 67). Dieser Callus war bei den einzelnen Exemplaren verschieden angeordnet. Er beginnt öfters in den Ecken, wo die zwei Schnittflächen aneinander stoßen, verläuft dann entlang der beiden Schnitträndern (Fig. 68, *II—VI*), verlängert sich nach abwärts parallel zur Längsachse des Sprosses, (Fig. 68, *I*, *III*), kann auch entlang derselben eine Verbindung vom Gipfelteil zum Wurzelteil herstellen (Fig. 68 *III – VI*). Fig. 68, *I* zeigt aber auch, daß eine Callusgeschwulst entfernt von der Ver-

wundungsstelle, warzenartig, direkt aus der Epidermis des Mittelteils heraus entstehen kann.

Sprosse waren regeneriert worden in zwei Fällen an der Basis des Gipfelteils (Fig. 68, *III, VI*), einmal an der Basis des Mittelteils (Fig. 68, *V*); Wurzeln am Wurzelteil in zwei Fällen (Fig. 68, *III, VI*). In der Anordnung war demnach eine polare Verteilung nicht erfolgt. Der Verlauf des Callus ruft den Eindruck hervor, als ob derselbe eine zweite Stoffleitung vom Oberteil über den Mittelteil zum Wurzelteile bewirken würde als Ergänzung der mangelhaften inneren Leitung, zumal im Innern dieser Callusstränge auch Wundholz ausgebildet worden war.

Fig. 65. Begonia discolor. Isolierung eines längeren Internodialstückes. $^1/_4$ nat. Gr.

7. Die Regeneration von Laubsprossen und Zwiebelknöllchen bei den Gesneraceen.

Verschiedene Gesneraceen sind hinsichtlich ihrer vegetativen Fortpflanzung dadurch bekannt, daß sie im Boden Seitensprosse bilden, welche aus einer kurzen Achse mit dichtgedrängten Blättern bestehen, die mit Reservestoffen angefüllt sind. Diese einem kleinen Tannenzapfen ähnlichen Gebilde nennt Goebel[21]) Zwiebelknöllchen, da sie, äußerlich einem Knöllchen gleichend, morphologisch an eine Zwiebel erinnern, nur daß bei denselben die Stauchung der Achse zum Zwiebelkuchen unterbleibt.

Diese Zwiebelknöllchen werden normal schon zur Zeit der Blütenbildung angelegt und bilden nach dem Einziehen der Pflanzen im Herbst das Vermehrungsorgan für die nächste Vegetationsperiode.

Als Versuchspflanzen dienten Achimenes Haageana, Achimenes hirsuta und Naegelia hybrida, Gartenbastarde, die im Münchener botanischen Garten in Kultur sind und auch im Samenkatalog von Haage und Schmidt in Erfurt angeführt werden.

Goebel hatte die genannten Pflanzen mehrfach zu Versuchen über Regeneration und Polarität benützt. Verschiedene bei denselben entstandene Fragen über die Bedingungen, unter denen Regenerate entstehen, speziell worauf die Verschiedenheit in der Bildung von Laubsprossen und Zwiebelknöllchen beruht, gaben den Anlaß zu nachfolgenden Versuchen.

Versuch 1.

Abhängigkeit der Regenerate von dem Ernährungszustande der Mutterpflanze.

(Achimenes hirsuta.)

Am 30. Juni wurden 10 Pflanzen von Achimenes hirsuta ihrer Sproßvegetationspunkte beraubt und bei voller Beleuchtung dem intensiven Lichtgenusse überlassen, ich nenne sie Lichtpflanzen. Hierbei sollte durch das Entfernen der Vegetationspunkte das Abfließen der Baustoffe von den Blättern zu denselben verhindert werden.

Fig. 66. Begonia discolor. Isolierung eines Knotens. $^1/_4$ nat. Gr.

Ebensoviele Pflanzen wurden ins Dunkle gestellt, ohne daß die Sproßvegetationspunkte entfernt wurden — Dunkelpflanzen.

Auf diese Weise wurde in den Blättern der Lichtpflanzen eine möglichst große Anhäufung der Assimilate erreicht, während bei den Dunkelpflanzen diese Ansammlung verhindert wurde. Nach 3 Tagen wurden von den so vorbehandelten Pflanzen annähernd gleichgroße Blätter in Sand gesteckt, der in der Folge zeitweise mit Nährlösung von der Crone behandelt wurde.

A. Von den Lichtpflanzenstecklingen wurden
   1. zwei Kulturen mit je 10 Blättern ans volle Tageslicht,
   2. „ „ „ „ 10 „ ins zerstreute Zimmerlicht;

B. von den Dunkelpflanzenstecklingen
   3. zwei Kulturen mit je 10 Blättern in volles Tageslicht,
   4. „ „ „ „ 10 „ ins Dunkle gestellt.

Am 24. Juli hatten regeneriert:

ad 1: Von den 20 am vollen Tageslicht befindlichen Lichtpflanzenstecklingen alle reichlich Wurzeln und 17 Blätter auch Sprosse, drei bis sechs an einem Stecklinge in der Länge bis 1 cm.

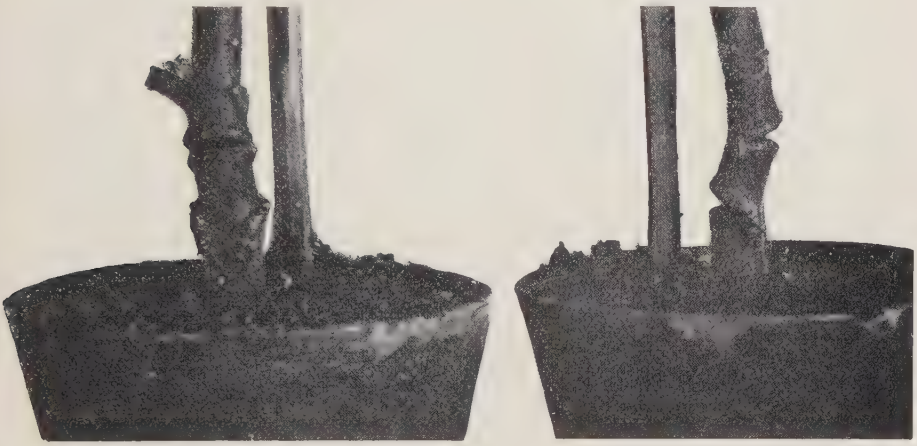


Fig. 67 *a*. Fig. 67 *b*.

Fig. 67 *a*. Gesnera graciosa. Die Schnittränder sind durch Callusgeschwülste vorgewölbt. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 67 *b*. Wie vorher.

ad 3: Von den 20 am vollen Licht befindlichen Dunkelpflanzenstecklingen alle durchwegs nur Wurzeln, aber auch deren Ausbildung war bedeutend geringer als im Falle vorher; Sproßanlagen waren noch nicht zu sehen.

ad 2: Von den Lichtpflanzenstecklingen im zerstreuten Zimmerlicht 19 Blätter Wurzeln, nur acht Blätter Sproßknospen, ein Blatt weder Wurzeln noch Sprosse.

ad 4: Die Dunkelpflanzenstecklinge im Dunkeln weder Wurzeln noch Sprosse. Doch waren sie noch am Leben.

Das Resultat des Versuches zeigt also, daß die Regenerate in quantitativer Beziehung abhängig sind von dem Ernährungszustande

der Stammpflanze, und zwar wohl in der Weise, daß die besser ernährten Stecklinge in erster Linie befähigt sind, eine größere Anzahl von Wurzeln zu produzieren, welche sodann die Möglichkeit bieten durch reichere Zufuhr von Wasser und Aschenbestandteilen zu rascherer Sproßbildung überzugehen.

Anfang Oktober waren von den ad 1 und 2 am vollen Tageslicht weiter kultivierten Lichtpflanzenstecklingen noch 30 vorhanden. Von denselben wiesen 25 Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, vier nur Zwiebelknöllchen auf (die Knöllchen befanden sich nur auf den Mutterblättern, nicht etwa auch an den regenerierten Sprossen). Ein Blatt dieser Versuchsreihe war ohne Regenerat geblieben; es hatte nur an der Schnittfläche eine sehr starke Kallusbildung. Von den ad 3 am Licht belassenen Dunkelpflanzenstecklingen besaßen (15 an Zahl) acht Exemplare Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, fünf nur Zwiebelknöllchen, zwei weder Laub- noch Zwiebelsprosse, sondern nur Wurzeln.

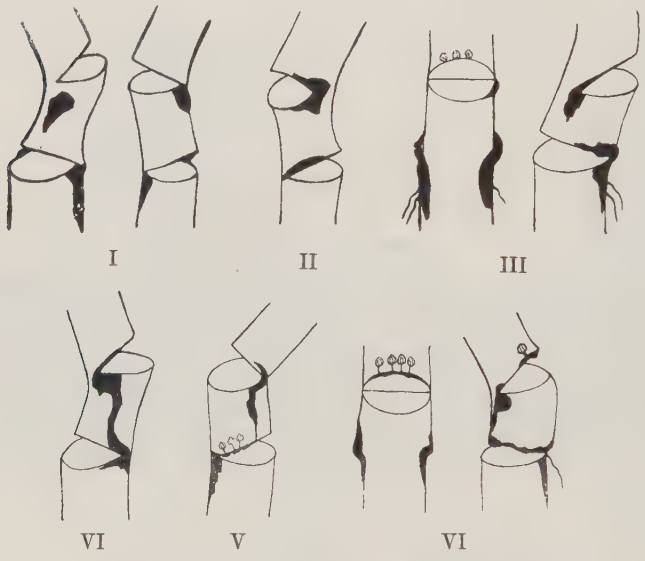


Fig. 68. Gesnera graciosa. Erklärung im Text.

Ein nennenswerter Unterschied in der Entwicklung der Regenerate war demnach nicht mehr vorhanden.

Die regenerierten Laubsprosse hatten eine Höhe bis zu 15 cm erreicht, waren aber nicht in Blütenbildung eingetreten.

Das Auftreten der Zwiebelknöllchen in dieser Zeitperiode (Herbst) entspricht den Versuchsresultaten Goebel's[22]).

Die ad 4 im Dunkeln belassenen Dunkelblattstecklinge waren alle zugrunde gegangen.

Versuch 2.

Knöllchenbildung an Sproßstecklingen.

(Achimenes hirsuta.)

Die Sproßregenerate des vorigen Versuches (Laubsprosse und Knöllchen) wurden nunmehr, Anfang Oktober, von ihren Mutterblättern abgetrennt und sowohl die Mutterblätter, als auch die abgetrennten Laubsprosse neuerdings gesteckt, mit Ausnahme von fünf Blättern, denen zur Kontrolle die Zwiebelknöllchen belassen wurden.

Schon am 15. Oktober hatte sich an fünf der neu gesteckten Sproßstecklinge an der Spitze ein grünes Zwiebelknöllchen, und an acht Stecklingen in den Blattachseln ebenfalls Zwiebelknöllchen gebildet, zu einer Zeit, da an der Basis der Stecklinge in der Erde höchstens drei bis vier ca. 1 cm lange Wurzeln entstanden waren.

Vor der Abtrennung der Sprosse von den Mutterblättern war das ganze System Mutterblatt + Laubsproß in normaler Knöllchenbildung gewesen, indem die von gemeinsamen Chlorophyllapparat erzeugten Assimilate zu der unterirdischen Reservestoffspeicherung verwendet wurden; der Strom der Assimilate bewegte sich also der Hauptsache nach zu den unterirdischen Sproßvegetationspunkten. Dadurch, daß nun die Sprosse abgetrennt worden waren, fehlten einerseits diese unterirdischen Anziehungspunkte der Assimilate, während andererseits die Bildung neuer Assimilate fortdauerte, die nun ihren neuen Anziehungs- und Ablagerungspunkt in den oberirdischen Vegetationspunkten, der Sproßspitze und den Achselknospen fanden.

Die geringe Entwicklung des Wurzelsystems zeigt, daß bis zu diesem Zeitpunkte Achsensubstanzen nur in sehr geringem Maße aufgenommen werden konnten, die Ausbildung der Knöllchen daher zum größten Teile auf organischen Substanzen basiert sein mußte.

Es steht diese Luftknöllchenbildung bei Achimenes in Parallele mit den von Goebel [23]) bei den Ausläufern von Circaea intermedia gewonnenen Resultaten.

Diese Pflanze bildet im Boden zahlreiche Ausläufer, welche ebenso wie die Achimenesknöllchen als Vermehrungsorgan für die nächste Vegetationsperiode dienen. Goebel schnitt im Herbste Laubsprosse von Circeae ab und fand, daß sich Ausläufer nicht nur im Boden regenerierten, sondern die Produktion von Reservestoffen seitens der Pflanze war so bedeutend, daß sich auch die Sproßspitze in einen Ausläufer (die Ablagerungsstätte für Reservestoffmaterial) umwandelte. Goebel nimmt hier an, daß Ausläuferbildung dann eintrete, wenn die

Menge organischer Substanzen, welche dem Vegetationspunkte zugeführt wird, im Verhältnis zu den Aschenbestandteilen größer ist, als die, welche die Laubsproßbildung bedingt.

Die Luftknöllchenbildung der Achimenesstecklinge stützen diese Annahme.

Am 15. November waren von den alten Blattstecklingen noch 40 am Leben. Davon waren drei ohne Sproßregenerat; zwei Blätter hatten neuerdings einen Laubsproß, ein Blatt ein Mittelding zwischen Laubsproß und Zwiebelknöllchen, und die restlichen 34 hatten in zweiter Ernte Zwiebelknöllchen produziert.

Von Interesse sind die zwei Blätter, welche im Gegensatze zu dem Gros der anderen Blätter das Stadium der Knöllchenbildung bereits überwunden hatten und schon wieder zur Sproßbildung übergegangen waren. Auch das Blatt, welches ein Mittelding zwischen Sproß und Knöllchen zeigte, ist als Übergang hemerkenswert. Dieser Sproß ist kurz gestaucht, die Blätter sind mit Reservestoffen angefüllt, jedoch untereinander frei, nicht so dicht aneinander gedrängt, wie bei den Zwiebelknöllchen. Dasselbe Bild zeigt das über der Erde befindliche Regenerat bei Goebel[24]).

Fig. 69. Achimenes hirsuta. Blattsteckling mit Zwiebelknöllchenregenerat *K* aus einem Blattzahn. *C* Callusbildung an der Schnittfläche. Nat. Gr.

Die neu gebildeten Knöllchen wurden nunmehr zum zweiten Male abgenommen.

Anfang Januar hatten diese Blätter neuerdings Zwiebelknöllchen erzeugt. Dritte Ernte.

Anfang März waren noch 11 Blätter vorhanden, alle mit Knöllchen, die dann im April austrieben, wobei die Mutterblätter zugrunde gingen. Auch die fünf Kontrollblätter, denen die Knöllchen belassen worden waren, waren bereits Ende Dezember zugrunde gegangen.

Es hat demnach den Anschein, daß die Entfernung der Zwiebelknöllchen als Reiz wirkt zur Erzeugung von neuen Knöllchen und vielleicht auch zur Verlängerung des Lebens des Mutterblattes.

Ein gänzlich anderes Verhalten zeigte jenes Blatt, welches von Anfang an keine Wurzeln bildete, auch späterhin nur eine starke Callusbildung an der Schnittfläche aufwies. Nachdem es so fast sechs Monate in Kultur gewesen war, zeigte sich Ende Dezember an der Spitze eines Blattzahnes eine stecknadelkopfartige Verdickung, welche sich Anfang

Januar zu einem Zwiebelknöllchen entwickelte, und nun direkt dem Blattzahne aufsaß (Fig. 69). 14 Tage später trat an einem anderen Blattzahn in der Nähe des bereits vorhandenen Knöllchens ein zweites auf. Wurzeln hatten sich noch immer nicht gebildet.

Diese Tatsache ist nun deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß auch Blätter mit geringer Wasseraufnahme (durch die Epidermis aufgenommene Wassermengen können wohl nur minimale sein) und also auch ohne Aufnahme von Aschenbestandteilen Neubildungen produzieren können, was bis nun nur von Reservestoffbehältern (Knollen, Internodien) bekannt war. Das Blatt hatte eben durch die Assimilationstätigkeit während der sechsmonatlichen Kulturzeit den Charakter eines Reservestoffbehälters erlangt. Da nun für das aufgestapelte Baumaterial an der normalen Abbaustelle an der Basis des Blattstieles scheinbar durch irgendwelche innere Verhältnisse (Verstopfung der Leitbahnen) der Abfluß verhindert war, wurde an den Blattzähnen, wo ja Leitbündel endigen, eine günstige Aufbaustelle für die immer neu zufließenden Assimilate gefunden.

Versuch 3.

Regeneration an Sprossen nach Entfernung der Vegetationspunkte. Wasserkultur.

(Naegelia hybrida.)

Naegelia hybrida, ein Gartenbastard, erzeugt nicht wie Achimenes hirsuta rundliche Knöllchen, sondern derbe bis 5 cm lange Zwiebelsprosse. An drei Pflanzen wurden die Sproßachsen soweit abgenommen, daß nur mehr zwei Blattpaare an derselben standen; es wurden ferner die Vegetationspunkte in den Blattachseln, die am Stamm in der Erde bereits angelegten Zwiebelsprosse und der untere Teil der Achse, an dem die Wurzeln saßen, abgeschnitten. Die so vorbehandelten Stecklinge wurden am 10. Mai in Nährlösung von der Crone gebracht. Als Vergleichskultur dienten drei gleichweit entwickelte Pflanzen ebenfalls in Nährlösung von der Crone, welchen aber sämtliche Sproßvegetationspunkte belassen und nur die Achsenteile, an denen die Wurzeln saßen, entfernt worden waren.

Schon nach 14 Tagen zeigten sich in der Lösung an Stelle der abgeschnittenen Zwiebelsprosse noch nicht differenzierte Sproßknospen, und am 21. Juni waren die Regenerate der Kultur ohne Vegetationspunkte in folgender Weise vorgeschritten:

Pflanze I und II hatten an den Schnittflächen des untersten Knotens zwei dicke, an der Spitze verzweigte und etiolierte, bis 3 cm

lange Laubsprosse gebildet, deren Blätter aber noch ganz rudimentär waren.

Pflanze III hatte am untersten Knoten zwei ebensolche, aber nur 1 cm lange Sprosse, am nächst höheren Knoten drei halboffene Zwiebelsprosse.

An der oberen Schnittfläche der Sprosse und in den Achseln der Blätter zeigte sich erst der Beginn einer noch nicht klar ausgesprochenen Regeneration.

Es tritt hier also eine Bevorzugung der Regeneration an der Basis der Sprosse auf, an der die Sproßbildung, allerdings in Verbindung mit der Niederlage von Reservestoffen, weit vorausgeeilt war gegenüber der Regeneration an der Spitze der Stecklinge.

22. Juli, einen Monat später, waren in der Lösung in den Achseln der bereits gebildeten Sprosse und höher oben am nächsten Knoten Knöllchen entstanden. Die bereits erzeugten Sprosse waren nicht mehr weiter gewachsen, die Pflanzen waren im unteren Teile ihrer Achsen in das Knöllchenstadium übergegangen. Die Ursache dieser Veränderung konnte nicht festgestellt werden.

Gleichzeitig waren an der oberen Schnittfläche des Sprosses zahlreiche (bis zu 12 Stück) grüne, halboffene Zwiebelsprosse gebildet worden, deren Blättchen dicht behaart und eng gedrängt an der kurzen Achse standen. War im früheren Zeitpunkte in der Lösung eine Mittelbildung zwischen Laubsproß und Reservestoffbehälter konstatiert worden, so zeigte sich nun auch hier ein Mittelding. Die Pflanzen hatten noch nicht die entscheidenden Bedingungen, um entweder direkt zur Laubsproß- oder Knöllchenbildung überzugehen.

Da Pflanze II in der Mitte der Sproßachse anfaulte, wurde der kranke Teil abgeschnitten und die obere Hälfte mit den Blättern in Erde übersetzt.

Die Vergleichskultur, welcher die Vegetationspunkte belassen worden waren, hatte an dem über Wasser befindlichen Teile ihr vegetatives Wachstum fortgesetzt, die Achse verlängert und neue Blätter entwickelt. An den in der Lösung befindlichem Teile der Pflanze I befanden sich fünf 1—1 $^1/_2$ cm lange, normal entwickelte, nichtverdickte Sprosse. An den Teilen der Pflanze II und III war erst der Beginn von Regeneraten zu bemerken. Dieses Verhalten der Pflanze I tritt im Gegensatz zu dem Verhalten der Sprosse in Erdkultur, wo die unter der Erde befindlichen Teile der Sproßachsen immer nur Zwiebelsprosse erzeugen. Diese Tatsache bildet den Ausgangspunkt für eine Reihe später folgender Versuche.

Anfang September hatte der angefaulte und in Erde übersetzte Steckling II die grünen Knöllchen zu 2 cm langen walzenförmigen Blattähren weiter entwickelt, die sich an der oberen Schnittfläche in Form eines großen Sternes ausbreiteten (Fig. 70) und Ende Oktober erst war eine dieser Ähren zu einem normalen Sprosse weitergewachsen, der nun die Hauptachse fortsetzte und bereits zwei normal entwickelte Blattpaare aufwies. Auch die Blättchen an der Spitze der anderen Ähren hatten an Blattfläche gewonnen, doch war das Streckungswachstum nicht eingetreten (Fig. 71). Daß dieses unterblieb, ist wohl darauf zurückzuführen, daß der Vegetationspunkt des neuen Hauptsprosses — sowie dies Goebel[25]) für Bryophyllum nachwies — alle verfügbaren Baustoffe für sich in Anspruch nahm und so das Wachstum der anderen Sprosse hemmte. Da dieser Steckling ohne alle Wurzeln in die Erde übersetzt worden war, darf man wohl auch hier annehmen, daß der Mangel des Wurzelsystems und der damit verbundene Mangel an Aschenbestandteilen das lange Zurückbleiben auf dem zwiebelsproßartigem Stadium der Regenerate bedingte. Erst nachdem sich das Wurzelsystem ausgebildet hatte, konnte der eine Sproß seine Achse verlängern und zu normalem Wachstum übergehen.

Fig. 70. Naegelia hybrida. Sproßsteckling mit walzenförmigen Sproßregeneraten aus der oberen Schnittfläche. Nat. Gr.

Um dieselbe Zeit (Ende Oktober) waren an den in der Lösung verbliebenen Pflanzen I und III die an der oberen Schnittfläche befindlichen Blattknöllchen geöffnet; sie zeigten nunmehr eine büschelförmige Anordnung, ohne daß sie ihre Achsen gestreckt hatten (Fig. 72). Im Raume zwischen Kork- und Lösungsoberfläche befanden sich Zwiebel-

knöllchen, von denen zwei an der Spitze wieder in Sproßbildung eingetreten waren. — Die an der Basis entstandenen Sprosse waren verfault.

Die Vergleichskultur mit Vegetationspunkten zeigte zu diesem Zeitpunkte an den Hauptachsen Blütenstände, deren Blüten knapp vor der Anthese standen. Auch in den Blattachseln befanden sich ca. 2 cm lange Blütenstandanlagen. An den in der Lösung befindlichen Achsenteilen saßen auch hier Knöllchen, nachdem die früher erzeugten Sprosse verfault waren.

Wenn wir die Ergebnisse dieses Versuches überblicken, so fällt besonders auf, daß zu Beginn der Kultur an den in der Lösung befindlichen Teilen der Sproßachse, sowohl bei den Stecklingen ohne als auch bei denjenigen mit Vegetationspunkten, Sprosse regeneriert wurden. Hierbei zeigte sich der Unterschied, daß im ersteren Falle die Regenerate abnormal dick und mit Reservestoffen angefüllt waren, während im zweiten Falle die regenerierten Sprosse den gewöhnlichen Typus etiolierter Dunkelsprosse zeigten. Abgesehen davon, daß die Laubsproßbildung in der Lösung gegenüber der Knöllchenbildung in der Erde überhaupt als Novum in die Erscheinung trat, kann man sich den Unterschied in der Ausbildung der Sprosse wieder durch die An- oder Abwesenheit der Vegetationspunkte erklären. In dem einem Falle arbeitete der Chlorophyllapparat hauptsächlich für die an der Basis zuerst entstandenen Vegetationspunkte und erst später auch für die an der oberen Schnittfläche aufgetretenen Sproßregenerate, während im anderen Falle die Assimilate sowohl die bereits vorhandenen als auch die erst später an der Basis aufgetretenen Vegetations-

Fig. 71. Naegelia hybrida. Dieselbe Versuchspflanze wie in Fig. 70. Nur ein Sproßregenerat entwickelte sich weiter. Nat. Gr.

punkte versorgen müssen. Daß bei den vegetationspunktlosen Stecklingen die Regenerate zuerst in der Lösung auftraten und so eine bedeutende Bevorzugung der Basis gegenüber der Spitze entstand, kann man sich vielleicht damit erklären, daß an den Verwundungsstellen (am basalen Sproßende und an den Knoten) die anorganischsn Baustoffe in erster Linie zur Verfügung standen und daselbst eben den Anlaß zu Neubildungen gaben.

Versuch 4.

Vergleichende Stecklingskultur in Nährlösung, Leitungs- und Schneewasser.

(Achimenes Haageana.)

Gleichzeitig mit dem vorhergehenden Versuche wurden (10. Mai) auch vier Pflanzen von Achimenes Haageana in Nährlösung von der Crone gebracht. Die Versuchspflanzen waren 8—10 cm hoch, mit ca. 2 mm dicken Sproßachsen; in den Blattachseln hatten sich abnormerweise bereits Knöllchen entwickelt. Diese sowie die Blätter der unteren Stämmchenhälfte wurden entfernt. Das Glasgefäß war, wie bei allen Wasserkulturen, verdunkelt. Am 24. Mai waren an Stelle der entfernten Zwiebelknöllchen Blütenknospen aufgetreten (vielleicht aus latenten Anlagen), von denen einzelne gerade vor der Anthese standen. An den untergetauchten Teilen befanden sich an den Schnittstellen zahlreiche etiolierte Sprosse. Während also die Pflanzen durch die Topfkultur oder infolge mangelhafter Funktion der Wurzeln vor dem Versuche

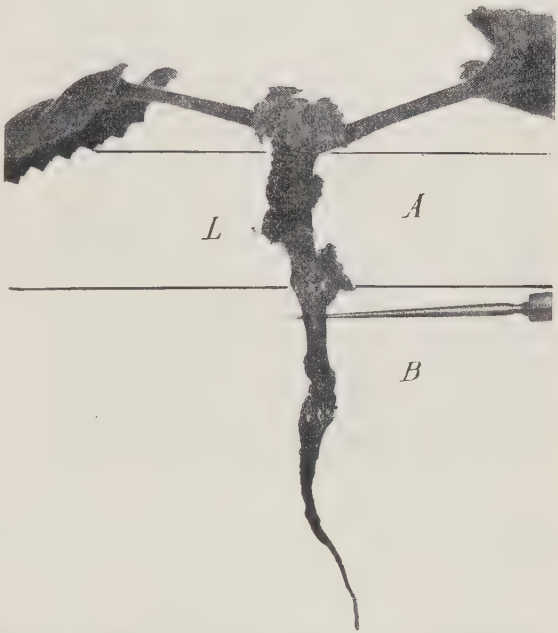


Fig. 72. Naegelia hybrida. Steckling in Nährlösung kultiviert. *A* Freier Raum zwischen Kork und Lösungsoberfläche, *B* Lösung, *L* Zwiebelknöllchen im Begriffe auszutreiben. $^3/_4$ nat. Gr.

im Stadium der Knöllchenbildung gestanden waren, hatte die veränderte Kultur in der Nährlösung die Bedingungen zur Blüten- und Sproßbilduug geschaffen.

Dabei könnte man allerdings auch denken, daß nicht die eben genannte veränderte Kultur, sondern die Abtrennung der Knöllchen diese Veränderung herbeigeführt habe.

Eine ganz überraschendes Bild zeigten diese Kulturen bei der Untersuchung am 18. Juni. Die Blütenknospen waren in der dreiwöchentlichen Kulturzeit nicht weiter vorgeschritten, sie waren geschlossen geblieben und entwickelten sich auch in der Folge nicht mehr weiter. Die Sproßspitzen von drei Pflanzen hatten sich in Zwiebelknöllchen umgewandelt und bei allen vier Pflanzen waren in den Blattachseln zahlreiche Knöllchen auch neben den geschlossenen Blütenknospen entstanden. Im Glasgefäße, welches nicht voll angefüllt war, so daß zwischen Kork- und Lösungsoberfläche ein ca. 3 cm hoher, freier Raum sich befand, waren in letzterem an den Sproßachsen ebenfalls Knöllchen aufgetreten. Der in der Lösung befindliche Teil der Sproßachsen war im Gegensatze zu den anderen Teilen derselben auf der Sproßbildung beharrt. Nur in der Nähe der Flüssigkeitsoberfläche zeigten sich Übergangsformen zwischen Knöllchen und Sproß in Gestalt von halbgeöffneten Knöllchen, oder es waren die bereits entwickelten Sprosse an der Spitze in Knöllchenbildung eingetreten (Fig. 73).

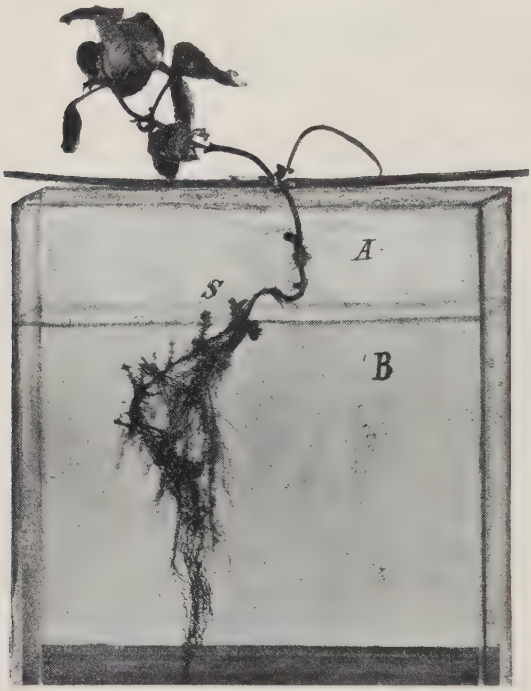


Fig. 73. Achimenes Haageana. Steckling in Nährlösung. Im freien Raume *A* entstanden Knöllchen, in der Lösung *B* Sprosse, an der Grenze der Flüssigkeitsoberfläche *S* Mittelbildungen. $^1/_2$ nat. Gr.

Wodurch diese Umstimmung vom blühbaren Stadium zum Stadium der Knöllchenbildung hervorgerufen wurde, nachdem letzteres ja vor

Beginn der Kultur vorhanden gewesen war, konnte nicht ermittelt werden, da ja die Pflanzen scheinbar immer unter denselben Kulturbedingungen gehalten wurden.

Das Übergehen der an Luft befindlichen Sproßspitzen in Zwiebelknöllchen erinnert an dieselbe Erscheinung im Versuch 2, wo die von den Mutterblättern abgetrennten Sprosse bei der Kultur in Erde ihre Gipfel ebenfalls in Zwiebelknöllchen umwandelten. Auch bei diesem Versuche trat ferner in Erscheinung, daß in der Lösung anfänglich Sprosse regeneriert wurden, im Gegensatz zur Erdkultur, wo Knöllchen entstehen. Hier fällt auch noch die Tatsache auf, daß an der Grenze zwischen Lösung und dem freien Raume über derselben Mittelbildungen entstanden.

Um diesen Unterschied etwas klarer zu legen, wurde der Versuch dahin erweitert, daß je drei Pflanzen von Achimenes Haageana in Leitungs- und Schneewasser gebracht wurden (Schneewasser wurde verwendet, um die Giftwirkungen des destillierten Wassers zu vermeiden). Gleichzeitig wurde eine aus drei Pflanzen bestehende Kontrollkultur in Nährlösung angesetzt.

Am 22. Juli zeigten die Pflanzen dieser Versuchsreihe in den Blattachseln Blütenknospen, und an den eingetauchten Achsenteilen noch nicht differenzierte Sproßanlagen, nur mit dem Unterschiede, daß die Blütenknospen der Nährlösungskultur viel weiter entwickelt waren, als die der Kulturen in Leitungs- und Schneewasser.

Bei den Pflanzen des ursprünglichen Versuchs war zu diesem Zeitpunkte die Knöllchenbildung in den Blattachseln und in freiem Raume unter dem Kork fortgeschritten, es standen vier bis fünf Knöllchen in einer Blattachsel. Unter dem Korke hatte sich an einer Pflanze ein Knöllchen an der Spitze gestreckt, so, als ob es zu einem Sprosse weiter wachsen wollte, war aber dann wieder zur Knöllchenbildung zurückgekehrt, so daß sich zwei Knöllchen an einer Achse befanden. In der Lösung war dasselbe Verhältnis wie vorher, mit der Ausnahme, daß an einer Pflanze nunmehr auch an der Basis des Sprosses ein großes Knöllchen sich gebildet hatte.

Am 3. September boten sich in der zweiten Versuchsreihe (vom 18. Juni) folgende Verhältnisse dar:

Die Pflanzen in Nährlösung standen in voller Blüte; eine Pflanze wies neben den Blüten in den Blattachseln auch Zwiebelknöllchen auf. An den Spitzen befand sich kein Knöllchen. An den untergetauchten Achsenteilen waren Sprosse vorhanden, drei bis vier an Zahl.

Die Leitungswasserpflanzen hatten in den Blattachseln erst Blütenknospen angesetzt, Knöllchen waren nicht aufgetreten. In der Lösung waren Sprosse entwickelt, die allerdings kurz gestaucht waren und die Blätter eng gedrängt aneinander hatten, also wiederum eine Mittelbildung zwischen Laubsproß und Knöllchen darstellten.

Bei den Schneewasserpflanzen zeigte sich die Blütenentwicklung wie vorher, Luftknöllchen waren nicht vorhanden, dafür aber waren im Wasser an den Achsen zahlreiche bis $1^1/_2$ cm lange Knöllchen aufgetreten.

Es wäre somit hierdurch der Beweis erbracht, daß die Konzentration der Nährstoffe einen Einfluß darauf hat, ob die in der Lösung entstehenden Regenerate zu Laubsprossen oder zu Zwiebelknöllchen werden. In welcher Weise dieser Einfluß wirksam werden kann, wird erst am Schlusse dieser Versuche erörtert werden.

An der Schneewasserkultur fiel ferner auf, daß das Wurzelsystem der Pflanzen außerordentlich reich und schön entwickelt war, vielleicht drei bis viermal so reich wie an den Pflanzen der anderen Kulturen. Ganz besonders zeigten an den Enden der Wurzeln die Wurzelhaare eine ganz enorme Ausbildung; sie umgaben die Wurzeln in einer Länge von 2 cm als ein dichtgedrängter Pelz, während in den anderen Kulturen Wurzelhaare gar nicht oder nur in sehr geringem Maße gewachsen waren, wie dies bei Wasserkulturen vorkommt [Jost[26]]. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete Benecke[27]), indem er eine Wachstumssteigerung der Wurzeln in nährstoff-, besonders stickstoffarmen Böden feststellte, ebenso wie auch Snell[28]) bei Ranunculus fluitans.

Die Pflanzen des Anfangsversuchs wiesen um diese Zeit keine besondere Veränderung auf, sie gingen im Laufe des Herbstes von oben her zugrunde.

Versuch 5.

Stecklingskultur in Nährlösung bei Herabsetzung der Transpiration.

(Achimenes Haageana).

Um einen eventuellen Einfluß der verminderten Transpiration auf die Laubsproß- und Knöllchenbildung zu beobachten, waren gleichzeitig mit der zweiten Kulturserie des vorhergehenden Versuchs (18. Juni) sechs Pflanzen von Achimenes Haageana, welche nur erst den Chlorophyllapparat entwickelt hatten und noch keine Knöllchenbildung zeigten, in Nährlösung gebracht und über die Kulturgefäße große Glasglocken gestülpt worden. Als Vergleichskultur ohne Glasglocke diente die Vergleichskultur des vorigen Versuches.

Am 22. Juli hatte sich außerhalb der Lösung nur das Sproßwachstum weiter entwickelt, während die Vergleichskultur Blütenknospen aufwies, von denen einzelne dem Aufblühen nahe waren. In der Lösung waren bei beiden Kulturen Sproßanlagen entstanden, von welchem in der Kultur mit Glocke drei bereits zu Sprossen ausgewachsen waren.

7. September. In der Kultur mit Glocke konstatierte ich, daß die oberirdischen Sproßachsen sich verzweigt hatten, reich im Laube standen und die Internodien langgestreckt waren. In der Lösung befanden sich dicht gedrängt zahlreich etiolierte Sprosse. Also weder Blüten noch Knöllchenbildung, während die Vergleichskultur ohne Glocke um diese Zeit in voller Blüte stand und eine Pflanze in den Blattachseln auch Knöllchen gebildet hatte. In der Lösung waren ebenfalls nur Sprosse.

Fig. 74. Achimenes Haageana. Kultur unter Glasglocke. $^3/_4$ nat. Gr.

Die bisherigen Resultate machten die Annahme wahrscheinlich, daß die Herabsetzung der Transpiration die Blüten- und Knöllchenbildung hintan halte, das vegetative Sproßwachstum aber fördere.

Am 7. Oktober zeigte sich bei den Kulturen unter der Glasglocke an einer Pflanze im freien Raume zwischen Lösung und Kork ein großes Knöllchen, und die unter Wasser befindlichen Sprosse waren auch im Begriffe an der Spitze in Knöllchenbildung einzutreten (Fig. 74). An der außer dem Gefäße befindlichen Achse waren noch keine Knöllchen zu sehen, wohl aber zeigten sich an derselben zahlreiche Wurzeln.

Die Vergleichskultur hatte bereits abgeblüht und an allen Pflanzen waren zahlreiche Knöllchen in den Blattachseln vorhanden.

Eine der beiden unter Glasglocken gestandenen Kulturen wurde nunmehr (7. November) ohne Glasglocke weiter kultiviert, die andere unter der Glocke belassen.

Nach 3 Wochen hatten die Pflanzen der ersteren Kultur (ohne Glocke) in den Blattachseln zahlreiche Knöllchen. In der Lösung waren an der Achse neue Knöllchen entstanden und auch die Sprosse beugten sich unter der Last ihrer stattlichen Gipfelknöllchen. Es ist dies also dasselbe Resultat, wie in der Vergleichskultur.

Die Kultur mit Glasglocke war in dieser Zeit leider eingegangen, so daß ein abschließendes Urteil über den Einfluß der Transpirationsherabsetzung durch diesen Versuch nicht gefällt werden konnte.

Versuch 6.

Vergleichende Kultur von Sproßstecklingen in Lösung und Erde.

(Naegelia hybrida.)

Um die hinsichtlich der Sproß- und Knöllchenbildung bis jetzt gemachten Erfahrungen zu überprüfen, wurden Hälfte September noch vergleichende Versuche mit Stecklingen in Erde und Nährlösung angestellt; speziell auch aus dem Grunde, weil um diese Zeit die Pflanzen das Sproßwachstum einstellen und ausschließlich Zwiebelknöllchen erzeugen. Benützt wurde die im Münchener botanischen Garten noch zur Verfügung stehende Naegelia hybrida, welche sich dadurch charakterisiert, daß ihre Hauptachse eine Blütentraube bildet. Die Pflanzen waren kräftig entwickelt, jedoch noch mit geschlossenen Blüten. Auch in den Blattachseln befanden sich ca. 1 cm lange Anlagen zu Blütenständen. In der Erde waren bereits Knöllchen aufgetreten.

Die Versuchspflanzen wurden an der Basis soweit abgeschnitten, daß sich an denselben keine Wurzel mehr befand; je drei Pflanzen wurden in Nährlösung von der Crone gebracht, drei Pflanzen in Erde gesteckt und beide Kulturen unter sonst gleichen äußeren Bedingungen gehalten.

Einen Monat später (17. Oktober) hatten sich an der Wasserkultnr von der Schnittstelle und auch von den Internodien aus kräftige, lange Wurzeln gebildet. Gleichzeitig war die Spitze des Blütenstandes (Goebel[35]) im Begriffe sich in ein Zwiebelknöllchen umzuwandeln. Diese letztere Erscheinung zeigte sich auch an den Blütenständen der Erdkultur. Die obersten Deckblätter der Blütenknospen waren mit Reservestoffen angefüllt, verdickt, die Weiterbildung der innerhalb derselben befindlichen Blütenknospen unterblieb. Die tiefer unten stehenden schon weiter vorgeschrittenen Blütenknospen vertrockneten, sie schienen gar keine Baustoffe mehr zu erhalten, es wurde alles zur Knöllchenbildung mobilisiert.

24. November. Auch die Spitzen der Nebenblütenstände waren zu Knöllchen weiter gewachsen und teilweise größer geworden als die des Hauptblütenstandes. An den Sproßachsen in der Lösung wuchsen aber die früher schon aufgetretenen Knospenanlagen zu Laubsprossen weiter, es befanden sich deren zwei bis drei an jeder Pflanze.

Es ist also wiederum zu einer Zeit, wo die Pflanze an sämtlichen Vegetationspunkten an der Luft in Knöllchenbildung sich befand, in der Lösung Sproßbildung aufgetreten (Fig. 75).

Bei Untersuchung der Erdkultur zeigte es sich, daß im Gegensatze zur Wasserkultur an der Basis und den Internodien der Sprosse $1^1/_2$ cm lange Zwiebelknöllchen vorhanden waren, das gewöhnliche Verhalten dieser Pflanzen.

Fig. 75. Naegelia hybrida. Sproßsteckling in Nährlösung. $K—K_1$ grüne Knöllchen, S Laubsprosse. $^1/_2$ nat. Gr.

Versuch 7.

Vergleichende Kultur von Blattstecklingen in Lösung und Erde.

(Naegelia hybrida.)

Zur selben Zeit wie im Versuche vorher wurde noch ein Parallelversuch mit Blattstecklingen dieser Pflanze angestellt. Es wurden sechs Blätter in Nährlösung gebracht und ebenso viele in Erde gesteckt.

Ende November waren an den Wasserkulturen zahlreiche etiolierte Sprosse zu sehen, an den Erdkulturen traten bei allen Stecklingen Knöllchen in Erscheinung, wie sie ja auch schon bei den Kulturen des vergangenen Jahres aufgetreten waren, und wie sie auch schon Goebel[33]) bei seinen vergleichenden Versuchen beobachtet hatte (Fig. 76 *a*, *b*.)

Versuch 8.

Blütenstandsteckling ohne Blätter in Nährlösung.

(Naegelia hybrida.)

Die Blütenstände von drei Pflanzen (ohne Laubblätter) wurden 17. September in Närlösung gestellt. Nach 2 Wochen wurden die Spitzen derselben zu Knöllchen. Diese terminalen Knöllchen trieben bei zwei Stecklingen aus der Achsel eines Knöllchenblattes ein Seitenknöllchen, bei der dritten Pflanze entstanden deren zwei. Aber auch weiter unten im Blütenstande war in der Achsel des Tragblattes einer noch nicht offenen Blüte ein Knöllchen entstanden.

Fig. 76*a*. Naegelia hybrida. Blattsteckling, in Nährlösung, regenerierte Laubsprosse. Nat. Gr.

Bei diesem Versuche ergab sich ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber der Wurzelbildung bei den Stecklingen des Versuches 6. Während bei dem letzteren schon einen Monat nach Beginn des Versuches ein kräftiges Wurzelsystem regeneriert worden war, konnte in der neuen Kultur erst nach 2 Monaten bei einem Steckling eine nur 5 mm lange Wurzel konstatiert werden, und auch bis Mitte Dezember, wo die Stecklinge von unten her zu faulen begannen, war keine neue Wurzel aufgetreten, und auch die eben erwähnte Wurzel war nur 2 cm lang geworden.

Da in diesem Versuche die Stecklinge sich ohne Blätter befanden, im Versuch 6 dieselben aber vorhanden waren, so kann man wohl das Ausbleiben der Wurzelbildung mit dem Fehlen des Assimilationsapparates in Verbindung setzen.

Es erinnert diese Tatsache auch an die Versuche mit Begonia discolor. Die Internodien dieser Pflanze, obwohl sie in feuchtem Hafen

hingen, regenerierten niemals Wurzeln. An den mit Blättern versehenen Sproßachsen des Zweischnittversuches aber entstanden in der nur mäßig feuchten Luft des Glashauses sehr bald und zahlreiche Wurzeln in der Nähe der Schnittstellen.

Ursachen der Laubsproß-Regeneration in Nährlösung und Zwiebelknöllchenbildung in Erde.

Wenn man nach den Ursachen dieser Verschiedenheit hinsichtlich der Regeneration fragen will, so muß zuerst festgestellt werden, welche Unterschiede in den beiden Medien, Lösung und Erde, bezüglich der den Pflanzen sich darbietenden Ernährungsverhältnisse herrschen. Es ist bekannt, daß bei Wasserkulturen eine Hemmung der Transpiration stattfindet, daß freier Sauerstoff und Kohlensäure in bedeutend geringeren Quantitäten zur Verfügung stehen, als bei der Erdkultur. Da diese Verhältnisse aber sowohl bei den Kulturen in Nährlösung, als auch bei den in Leitungs- und Schneewasser dieselben sind, und dennoch in dem einen Falle Laubsprosse, im anderen Knöllchen gebildet werden, so kann man die eben angeführten Unterschiede bei der Frage nach den Ursachen wohl außer Betracht lassen.

Fig. 76*b*. Naegelia hybrida. Blattsteckling, in Erde, regenerierte Zwiebelknöllchen. Nat. Gr.

Ein weiterer Unterschied hinsichtlich der dargebotenen Baustoffe liegt darin, daß in der Lösung diese Baustoffe in konzentrierter Form aufnahmsbereit vorhanden sind, während in Erde einzelne Stoffe zum Teile erst durch das Ausscheiden des Wurzelsekrets in lösliche Form gebracht werden müssen. Es sind also für die Stecklinge in Erde in dieser Hinsicht, so lange sie noch keine Wurzeln haben, ähnliche Verhältnisse vorhanden, wie für die Stecklinge im Schneewasser, obwohl in der Erde genügend, im Schneewasser fast gar keine Nährstoffe vorhanden sind. Da nun aber in der Nährlösung das Nährmaterial in Form einer mehr oder weniger konzentrierten Salzlösung vorhanden ist, kann diese auf osmotischem Wege die Ernährungsbedingungen des Stecklings je nach dem Grade ihrer Konzentration in verschiedener

Weise beeinflussen. Nehmen wir an, der Steckling werde von einer Pflanze genommen, die sich bereits im Stadium der unterirdischen Knöllchenbildung befand. Die von den Blättern gebildeten Assimilate (also hier, da die Knöllchen sehr stärkereich sind, besonders Zucker) müssen zum Zwecke der Knöllchenbildung nach abwärts geleitet werden. Da der Steckling sowohl an seiner Basis eine große Schnittfläche als auch an den Knoten, wo die Blätter standen, ebenfalls Wundstellen besitzt, so kann durch diese Tore die Nährlösung die Ernährung der Pflanze in verschiedener Weise beeinflussen. Es können die anorganischen Elemente durch Saugung aufgenommen werden, aber sie können auch, wenn die Außenkonzentration eine größere ist, als die Konzentration im Inneren der Gewebe auf den Inhalt derselben eine noch ganz andere Wirkung ausüben.

Hansteen[29]) und Puriewitsch[30]) wiesen nach, daß aus keimenden Samen, wenn man ihnen den Keim wegnimmt, ferner aus Knollen, Rhizomen, sogar aus Zweigen Zucker aus dem offenen Gewebe in die umgebende Flüssigkeit diffundierte, daß dieses Ausströmen aber wieder zum Stillstande kam, wenn die Außenkonzentration der Zuckerlösung der inneren die Waage hielt. Allerdings konnte Puriewitsch bei keimenden Samen durch Kochsalz und Kalisalpeterlösungen den Austritt von Zucker auch verhindern.

An eine ähnliche Beeinflussung durch die Konzentration der Nährlösung wäre bei den Gesnerastecklingen zu denken: dieselbe müßte auf die Stoffleitung derart einwirken, daß es unmöglich würde, in dem neu regenerierten Sprosse die Ansammlung von Assimilaten und die Umbildung derselben zu einem Reservestoffbehälter zu veranlassen. Aber auch, wenn die Wundflächen bereits geschlossen wären, so ist ja eine Beeinflussung der Innenkonzentration durch die Außenkonzentration noch immer mittels der neu entstandenen Wurzeln möglich, welche ja in Nährlösungen vielfach keine Wurzelhaare ausbilden, sondern die Nährstoffe durch die Epidermis der Wurzeln aufnehmen, oder ihnen auch durch dieselben einen Austritt gestatten müßten. Da übrigens auch die Cuticula der Blätter eine gewisse Permeabilität aufweist, wie Molisch[31]) an den Blättern von Helianthus nachwies, könnte man daran denken, daß eine Beeinflussung des Plasmas auch durch die Cuticula des jungen, in der Nährlösung untergetaucht wachsenden Sproßregenerates erfolgt. Daß infoge der Wasserkultur nicht nur organische Baustoffe, sondern auch Aschenbestandteile aus der Pflanze austreten können, wäre bei der in Rede stehenden Frage ebenfalls in Erwägung zu ziehen (Wilfahrt[36]), Deleano[37]).

Nachtrag. Nach Abschluß vorliegender Ausführungen — Ende Februar 1910 — fand ich in den jüngst erschienenen Arbeiten von Noel Bernard: L'évolution dans la Symbiose[38]) und Burgeff: Die Wurzelpilze der Orchideen[39]), daß sich die genannten Forscher gleichfalls mit dem Problem der Knollen und Laubsproßbildung durch verschieden konzentrierte Nährlösungen beschäftigt hatten.

Bernard hatte Kartoffelsprosse nach Entfernung des Sproßvegetationspunktes und der Blätter in verschieden konzentrierten anorganischen und organischen Nährlösungen kultiviert und gefunden, daß die Blattachselknospen in Lösungen über einer gewissen „concentration critique" sich zu Knöllchen, unter derselben aber zu Laubsprossen ausbildeten.

Auch Burgeffs Nährversuche an Orchideenkeimpflanzen zeigten, daß der Gehalt des Substrates an Nährsalzen die Form der Pflanzen bestimmte, daß bei hoher Konzentration Knollenbildung und gedrungene Wachstumsform, bei geringer Konzentration (Regenwasser) langgestreckte Wachstumsform und nur Anfänge zur Knollenbildung auftraten. —

Diese Resultate stehen im Gegensatz zu denjenigen meiner Untersuchungen, welche zeigen, daß in höher konzentrierten Salzlösungen Laubsprosse, in niedriger konzentrierten (Schneewasser) Knöllchen entstehen.

Vergleicht man nun die Versuchspflanzen dieser drei Untersuchungen, so findet man sogleich, daß Noel's Solanumstecklinge gar keinen, Burgeff's Orchideenkeimpflanzen einen noch sehr unentwickelten Chlorophyllapparat aufweisen, während meine Achimenespflanzen ein wohlausgebildetes Laubblattsystem besitzen, dessen Assimilationstätigkeit jedenfalls andere Verhältnisse schafft, als sie in den früher genannten Versuchen vorhanden waren.

Um meine Resultate zu überprüfen, wurden in diesem Sommer zwei Kulturreihen (Achimenes Haageana — Naegelia hybrida) mit Lösungen von der Crone — normal, $^1/_2$, $^1/_5$, $^1/_{10}$ normal und destilliertem Wasser (3000 Volt) aufgestellt.

Die Ergebnisse waren dieselben wie das Jahr vorher, nämlich Laubsproßbildnug bei der hohen Konzentration und Knöllchenbildung bei geringer Konzentration.

Bei mittleren Konzentrationen traten gestauchte Laubsprosse, Mittelbildungen zwischen Knöllchen und Laubsprossen auf, wie sie sich auch schon vergangenes Jahr gezeigt hatten.

Wie weit überdies bei diesen Resultaten das Vorhandensein oder die Abwesenheit eines ausgebildeten Wurzelsystem von Einfluß ist, müßte noch näher untersucht werden.

Als ich heuer anfangs April eine Anzahl Sproßstecklinge von Begonia discolor (15 cm lang) zu Vermehrungszwecken machte, fand ich nach 2 Wochen bei zwei Stecklingen, deren Blätter welk herabhingen, in den Achseln derselben Luftknöllchen bis zu 1 cm Länge. Im normalen Entwicklungsverlaufe treten diese erst im Herbste in Erscheinung.

Die nähere Untersuchung der genannten Stecklinge zeigte, daß sie in der Erde keine Wurzeln produziert hatten, während die anderen in demselben Kulturgefäße befindlichen Stecklinge von normalen Wuchs sich bereits bewurzelt hatten.

Bei scheinbar gleicher Konzentration der Nährstoffe im Substrat muß also hier die Knöllchenbildung durch den Mangel an Wurzeln verursacht worden sein, der eben wieder bewirkte, daß infolge der wahrscheinlich nur sehr geringfügigen Wasseraufnahme durch die Epidermis des Sprosses und die durch Schnittfläche für diese zwei Pflanzen die Konzentration an Nährstoffen eine sehr niedrige wurde.

Daß auch die Temperatur bei denselben Konzentrationsverhältnissen hinsichtlich der Laubsproß- und Knöllchenbildung von Einfluß sei, zeigte Vöchting[40]), indem er bei der Kartoffel Knollenbildung bei hoher (Austrocknung), Laubsproßbildung bei mittlerer Temperatur erreichte.

Im übrigen trat auch bei meinen heurigen Kulturen gleichzeitig mit der Bildung von Laubsprossen in der Lösung die Produktion von grünen Luftknöllchen in den Laublattachseln in Erscheinung.

Die heuer in anderen Kultuflüssigkeiten angestellten Versuche bedürfen noch neuerlicher Überprüfung.

Versuch 9.

Die Bildung von Zwiebelknöllchen durch ein Wuchsenzym experimentell hervorzurufen.

(Gesnera graciosa.)

Wakker[15]) hatte gefunden, daß an den Blättern von Begonia discolor, wenn man sie im Herbst zu Regeneration veranlaßt, nicht Laubsprosse, wie im Frühjahr und Sommer, sondern Knöllchen entstehen. Die Mutterpflanze ist zu dieser Zeit schon in das Stadium der Knollenbildung eingetreten, die in den Blättern gebildeten Assimilate werden nicht mehr zur Sproßbildung verwendet, sondern in Form von Reservestoffen abgelagert.

Auch Goebel[33]) hatte bei seinen Stecklingsversuchen mit den Achimenesblättern ein ähnliches Resultat erreicht. Von 30 im Herbste

gesteckten Blättern hatten 26 Zwiebelknöllchen regeneriert, während Blattstecklinge im Frühjahr nur Laub- oder Blütensprosse erzeugten.

Goebel[34]) bespricht den oben genannten Versuch Wakker's und nimmt an, „daß die Knollenbildung bedingt werde durch eine in den Blättern entstehende Verbindung, die man mit Beyerink als ein Wuchsenzym bezeichnen könnte. Dieses Wuchsenzym veranlaßt die Sprosse sich als Knöllchen auszubilden und da es sich gegen den Herbst hin besonders stark ausbildet, muß auch bei der Regeneration die genannte Erscheinung auftreten. Ehe es gelingt ein solches Wuchsenzym zu isolieren und mittels desselben Sprosse zur Umbildung zu Knöllchen zu bringen, ist die Annahme natürlich ein bloßer Vergleich des Vorganges mit anderen, z. B. bei den Gallenbildungen auftretenden, aber es erscheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich, daß wir solche Wuchsenzyme wirklich werden gewinnen können".

Die eben geschilderte Annahme gab Anlaß zu dem Versuche: Aus im Herbst gesammelten Zwiebelknöllchen von Gesnera graciosa mittels Glyzerin ein hypothetisches, knöllchenbildendes Enzym auszuziehen und mit diesem dann im Frühjahr abgeschnittene Blätter auf experimentellem Wege zur Knöllchen-, anstatt Sproßbildung zu veranlassen.

Ich nehme hier Gelegenheit dem Herrn Assistenten Dr. von Lützelburg, der mich bei der technischen Durchführung des Versuches unterstützte und mir seine bei ähnlichen Versuchen gemachten Erfahrungen zur Verfügung stellte, meinen besten Dank auszusprechen.

Eine Anzahl Gesneraknöllchen wurde Ende November in einer Reibschale mit ausgeglühtem, in Schwefelsäure ausgewaschenen Quarzsande zerrieben, um die Zellverbände in möglichst ausgiebiger Weise zu zerreißen. Diese zerriebene Masse (Knöllchen + Quarzsand) wurde hernach in 50%iges Glyzerin gebracht und darin durch 8 Tage belassen, um das Enzym ausziehen zu lassen. Ich spreche der Kürze halber in der folgenden Darstellung von einem Enzym, obschon es ja noch nicht sicher steht, ob es gelungen ist, ein solches Innenenzym herauszubekommen, es bildet hier die Voraussetzung des Versuches. Unter der Annahme, daß sich das Enzym im Glyzerin in Lösung befände, wurde die Knöllchen-Quarzsandmasse nunmehr abfiltriert, die Glyzerinlösung in den Exsikkator gestellt, um sie möglichst wasserfrei zu machen. Die Lösung zeigte bei längerem Stehen einen braungelben Niederschlag von organischen Substanzen, die beim Schütteln das Glyzerin trübten. Anfang Juni des nächsten Jahres, als bereits zur Untersuchung geeignete Blätter zur Verfügung standen, wurde die

Glyzerinlösung mit frisch destilliertem Alkohol gefällt, hernach filtriert und der Filterrückstand fünf- bis sechsmal mit Alkohol nachgewaschen. Die ganze Filtervorrichtung wurde sodann in den Wärmeschrank gebracht, um den Alkohol verdampfen zu lassen, so daß nur mehr das Filterpapier + dem darauf niedergeschlagenen Enzym vorhanden war. Dieses Papier wurde in Wasser mit einem sterilisierten Glasstab zerrissen, einige Zeit stehen gelassen und das Ganze wieder filtriert, bis man eine klare Flüssigkeit, Wasser mit dem darin gelösten Enzym hatte.

Am 6. Juni wurden 55 Blätter und 15 Laubsprosse von Pflanzen, welche noch nicht in blühbarem Stadium waren und auch noch keine Knöllchen angesetzt hatten, in nachfolgender Weise mit der Enzymlösung behandelt:

1. 33 Blätter wurden erst in der Lösung von der Stammpflanze abgetrennt, so daß das Enzym durch den beim Abschneiden auftretenden Saugungsdruck aufgenommen wurde, hernach mit dem Blattstiel aufrecht in Sand gesteckt.

2. 22 Blättern wurde die Lösung mit der Pravazspritze eingespritzt, und zwar sowohl von der Schnittfläche, als auch von der Basis der Blattspreite aus.

3. 15 Laubsprosse wurden in der Lösung abgeschnitten.

4. 16 Blätter und fünf Laubsprosse dienten als Kontrollkulturen.

Bei der ersten Untersuchung der Kulturen Ende Juli zeigte es sich, daß alle Blattstecklinge wohl reichlich Wurzeln, sonst aber erst noch nicht differenzierte Sproßanlagen regeneriert hatten. Das schlechte Wetter im Juni und Juli dieses Jahres war dem Wachstum der Stecklinge sehr hinderlich gewesen. Denn ähnliche Kulturen des vergangenen Jahres hatten nach 4 Wochen schon reichlich Sprosse gezeitigt.

Die Sproßstecklinge hatten durchwegs nur Wurzeln regeneriert.

Bei der nächsten Untersuchung am 2. September fanden sich an den als Kontrolle dienenden zwei Kulturen à acht Blätter durchwegs Laubsprosse, keine Knöllchen vor, zwei bis fünf an einem Blatt, bis 4 cm hoch.

Ferner waren entstanden bei:

Kultur A (10 Blätter): durchgehends Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, die Sprosse bis 1 cm, Zwiebelknöllchen 2/3 cm lang.

Kultur B (13 Blätter): an fünf Blättern nur Zwiebelknöllchen, an sieben Blättern Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, bei einem Blatte kein Regenerat. Die Sprosse waren im Wachstum weiter vorgeschritten als vorher.

Kultur C (10 Blätter): an sechs Blättern nur Laubsprosse, an zwei Blättern Laubsprosse und Knöllchen, an zwei Blättern kein Regenerat.

Die Blattstecklinge dieser drei Kulturen hatten die Enzymlösung durch Saugung aufgenommen.

Kultur D (sechs Blätter): an fünf Blättern Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, an einem Blatt nur Knöllchen, aber die Knöllchen waren in ca. vierfacher Anzahl vorhanden als die Laubsprosse.

Kultur E (sieben Blätter): an allen Laubsprosse und Knöllchen, wobei dreimal soviel Knöllchen als Laubsprosse; letztere waren auch sehr klein, nur $^1/_2$ cm lang, die Knöllchen von doppelter Länge.

Kultur F (neun Blätter): durchwegs nur Zwiebelknöllchen sehr reichlich an Zahl, vier bis sechs an einem Blatt und bis $1^1/_2$ cm lang. Diese letzteren drei Kulturen waren mit der Pravazspritze behandelt worden.

Es haben also von 52 Blättern, die auf die Behandlung reagierten, 46 oder 88% mit der Bildung von Zwiebelknöllchen geantwortet, zu einer Zeit, da die nichtbehandelten Kontrollstecklinge ausnahmslos nur Laubsprosse gebildet hatten. Allerdings ist dieses Resultat insofern kein reines, als nur in 17 Fällen Zwiebelknöllchen allein in Erscheinung traten und in 29 Fällen neben dem Knöllchen sich auch Laubsprosse zeigten. Der Grund zu dieser Differenz in der Reaktion mag wohl in verschiedenen Richtungen zu suchen sein. Er kann in erster Linie in der vorerst noch mangelhaften Methode der Versuchsanstellung liegen; denn es zeigt sich schon in den beiden Arten, wie die Enzymlösung den Blättern beigebracht wurde, ein wesentlicher Unterschied. Bei der Saugmethode produzierten von 30 Blättern 24 Knöllchen, das ist 80%, bei der Stichmethode von 22 Blättern alle, das ist 100% Zwiebelknöllchen. Bei der Saugmethode zeigte sich ferner in Kultur C, daß sechs Blätter nur Laubsprosse produziert hatten und nur zwei Bläter Sprosse und Knöllchen, während das Extrem der Reaktion bei der durch Stichmethode behandelten Kultur F auftrat, wo sämtliche neun Blätter nur Knöllchen regenerierten. Es ist also ein ganz erhebliches Plus an Reaktion bei letzterer Methode ersichtlich. Auch in der individuellen Verschiedenheit der inneren Organisation der einzelnen Blätter dürfte ein Grund für die Unterschiede in der Reaktion zu suchen sein. Bei denjenigen Stecklingen, welche gleichzeitig Laubsprosse und Knöllchen aufwiesen, konnte leider nicht konstatiert werden, welches von den Regeneraten zuerst auftrat.

Die Kulturen wurden Mitte November, $1^1/_2$ Monate nachher, wieder untersucht, wobei sich zeigte, daß die Sproßbildung nicht mehr weiter vorgeschritten war, sondern daß alle Pflanzen in das Stadium der Knöllchenbildung eingetreten waren, sowohl in Kultur C, welche früher zum größeren Teile nur Sprosse erzeugt hatte, als auch bei allen Stecklingen der Kontrollkulturen, eine Tatsache, die ja dem normalen Verhalten der Gesnera-Blattstecklinge entspricht.

Die 15 Sproßstecklinge hatten bei der ersten Untersuchung Ende Juli nur ein reich verzweigtes Wurzelsystem, sonst aber weder Laubsproß- noch Knöllchenbildung gezeigt. Dasselbe Verhalten wiesen die nichtbehehandelten fünf Kontrollstecklinge auf. Wir haben es hier eben mit Sproßstecklingen von noch nicht voll entwickelten Pflanzen zu tun, an denen verschiedene Vegetationspunkte in Tätigkeit waren und es lag also zu dieser Zeit kein Grund vor, neue Sproßvegetationspunkte an der Basis auszubilden. Die Pflanzen waren denn auch in ihrem normalen vegetativen Wachstum weiter vorgeschritten dadurch, daß sie neue Blätter gebildet, Seitensprosse angelegt und die Sproßachse gestreckt hatten. Das Enzym war nun vielleicht aus diesem Grunde oder auch aus dem früher erwähnten mangelhaften Saugungsverfahren nicht wirksam geworden. Denn man hätte bei Aktivität der Enzymlösung erhoffen können, daß, wenn auch die Sproßstecklinge an der Basis keine neuen Sproße regenerierten, bei der vorher erkannten großen Labilität der an der Luft befindlichen Vegetationspunkte sich in den Blattachseln und am Ende des Hauptsprosses Zwiebelknöllchen ausbilden würden.

Bei der Untersuchung Hälfte November hatten nun auch diese Sproßstecklinge an der Basis der Sprosse zahlreiche Knöllchen regeneriert, nachdem anderseits an der Luft sich Blütenstände ausgebildet hatten. — Wirft man nun einen Blick auf das bei dieser Untersuchung gewonnene Resultat, so kann man einstweilen nur sagen, daß durch die Behandlung von Gesnera-Blattstecklingen mit einer aus Zwiebelknöllchen nach Art von Enzymdarstellung gewonnenen Lösung diese Stecklinge zu einer Zeit, wo die Kontrollstecklinge nur Laubsprosse regenerierten, 88% Zwiebelknöllchen in Erscheinung brachten.

Die Stecklinge wurden alle unter denselben Bedingungen auf Sand kultiviert.

Gesamtüberblick über die Untersuchungsresultate.

1. Die an Farnkeimpflanzen nach Entfernung des Vegetationspunktes entstehenden Regenerate durchlaufen denselben Entwicklungs-

gang, welcher auch den aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums entstehenden Keimpflanzen zukommt: es entsteht immer zuerst ein Keimblatt unabhängig vom Sproßvegetationspunkte, hernach erst letzterer.

Der Entstehungsort ist in der Mehrzahl der Fälle exogen, ausnahmsweise endogen.

2. Die Regenerate an Farninternodien zeigen dieselbe, eben geschilderte Entwicklung. - Sie können exogen unter der Epidermis entstehen oder auch auf der Schnittfläche sich bilden. Im letzteren Falle nimmt der regenerierte Sproß seinen Ausgang von der Oberfläche des der Schnittfläche aufsitzenden Callus.

3. Entfernt man bei Sproßstecklingen von Lycium halimifolium die im feuchten Raume ausgetriebenen Wurzeln, so kann aus dem Gewebe des stehengebliebenen Wurzelstumpfes ein Sproß regeneriert werden.

4. Die Regenerate an Primärblattstecklingen von Begonia carolineaefolia Regel unterscheiden sich von den Regeneraten der erwachsenen Blattstecklinge (fingerförmig geteilte Blätter) dadurch, daß erstere länger auf dem ungeteilten Primärblattstadium verharren. Es können ungeteilte Blätter nach Art des gewöhnlichen Schiefblattes mit 9 cm Spreitenlänge entstehen, während bei den Regeneraten des erwachsenen Blattstecklings nach vier bis fünf Übergangsblättern, bei einer Spreitenlänge von 1 cm, das geteilte Stadium bei eben dieser Spreitenlänge eintritt. Ursache dieser Differenz ist wahrscheinlich der Unterschied in der Quantität der Baustoffe, welche den Stecklingen zur Verfügung stehen.

5. An vegetationspunktlosen Internodien ist die Anordnung der Sproßregenerate in der Regel eine willkürliche, nur ausnahmsweise polare. Wurzelregenerate sind zumeist polar verteilt.

6. Werden an Sproßachsen von Begonia discolor Internodien durch zwei in entgegengesetzter Richtung geführte Schnitte isoliert, so findet eine Beeinflussung dieses Internodiums hinsichtlich der Anordnung der Regenerate in der Weise statt, daß auf der mit dem Gipfelteile zusammenhängenden Seite Wurzeln, auf der gegenüberliegenden, mit dem Wurzelteile zusammenhängenden Seite Sprosse regeneriert werden, wobei gleichzeitig an der Basis des Gipfelteils Wurzeln, am apikalen Teile des Wurzelteils Sprosse entstehen.

Die aus der Epidermis des Wurzelteiles regenerierten Sprosse bilden im Herbst an ihrer Basis abnormerweise eine Internodiumsknolle, während solche normal nur in der Erde, oberirdisch aber Sproßknöllchen in den Blattachseln erzeugt werden.

Anläßlich desselben Schnittversuches bei Gesnera grociosa zeigte sich in der Anordnung der Regenerate keine polare Verteilung. Bemerkenswert waren aber wulstartige Calluszüge, welche von den oberen Schnitträndern entlang des Internodiums zu den unteren Schnitträndern zogen und, da in ihrem Innern Tracheiden ausgebildet wurden, in dieser Weise eine Ergänzung der gestörten Stoffleitung bildeten.

7. Die Regenerate an Blattstecklingen (Gesneraceae) sind in quantitativer Hinsicht abhängig von dem Ernährungszustande der Mutterpflanze; gut ernährte Blätter regenerieren reichlich, schlecht ernährte wenig oder gar nicht (Versuch 1).

Sproßstecklinge von Pflanzen, die bereits in unterirdischer Knöllchenbildung begriffen sind, bilden neue Knöllchen oberirdisch an der Spitze und in den Blattachseln (Versuch 2).

Die fortgesetzte Entfernung von regenerierten Zwiebelknöllchen an Blattstecklingen ist ein Reiz einerseits zur Erzeugung neuer, anderseits zur Verlängerung der Lebensdauer des Blattes (Versuch 2).

Blattstecklinge können auch ohne nennenswerte Aufnahme von Wasser- und Aschenbestandteilen Knöllchen, und zwar am Rande der Blattspreite regenerieren (Versuch 2).

Während Sproßstecklinge in Erde an der Basis Knöllchen regenerieren, werden in Nährlösung Sprosse erzeugt (Versuch 3, 4, 5, 6).

Unter gewissen Bedingungen treten Mittelbildungen zwischen Laub- und Knöllchensprossen auf (Versuch 3, 4).

Im Schneewasser entstehen ebenso wie in Erde nur Knöllchen (Versuch 4).

Herabsetzung der Transpiration fördert das Laubsproßwachstum in der Lösung, hindert die Knöllchen- und Blütenbildung (Versuch 5).

Blattstecklinge regenerieren im Frühjahr in Erde Laubsprosse, im Herbst Knöllchensprosse, in Nährlösung jederzeit Laubsprosse (Versuch 8).

Die an Blütenstandstecklingen entstandenen Spitzenknöllchen können Seitenknöllchen treiben (Versuch 7).

Stecklinge ohne Blätter regenerieren keine Wurzeln, mit Blättern reichlich (Versuch 6 und 7).

Blattstecklinge, mit einer aus Zwiebelknöllchen dargestellten Enzymlösung behandelt, regenerierten zu 88% Knöllchen, während die nicht behandelten Kontrollstecklinge alle nur Laubsprosse bildeten (Versuch 9).

Meinem hochverehrten Lehrer und Führer bei der Arbeit, Herrn Geheimrat Professor Dr. Karl von Goebel erlaube ich mir für seine vielen Bemühungen und für die Überlassung einer reichlichen Menge Versuchsmaterials den ergebensten Dank auszusprechen.

München, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität,
Ende Februar 1910.

Literaturverzeichnis.

1) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
2) Ders., Organographie der Pflanzen, pag. 42. Jena 1898.
Ders., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Zentralbl. 1902, Bd. XXII, pag. 431.
3) Ders., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 486.
4) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 197.
5) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 200.
6) Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora 1906, pag. 67, 68.
7) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 182. Jena 1903.
8) Vöchting, Über Organbildung I, pag. 216.
Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 227.
9) Ders., Über Wurzelsprosse bei Anthurium longifolium. Botan. Zeitung 1878, pag. 645.
10) Beyerink, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.
11) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 15.
12) Winkler, Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Berichte der Deutsch. bot. Ges. 1905, Bd. XXIII, pag. 45.
13) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 192.
14) Vöchting, Über Organbildung I.
15) Wakker, Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Amsterdam 1885.
16) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich (siehe 2), pag. 496.
17) Winkler, Siehe 12.
18) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 238.
19) Czapek, Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, math.-nat. Klasse, Wien 1897, 106, Bd. I, 117.
20) Schimper, Botanische Zeitung 1885, Bd. XLIII, pag. 756.
21) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 190.
22) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 191.

23) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 103.
24) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 232.
25) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 142.
26) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 108. Jena 1908.
27) Benecke, Botanische Zeitung 1903, Bd. LXI, pag. 19.
28) Snell, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen, Flora 1907, Bd. XCVIII, pag. 12.
29) Hansteen, Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 419.
30) Puriewitsch, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXI.
31) Molisch, Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena 1892.
32) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 191.
33) Ders., Über Regeneration im Pflanzenreich (siehe Nr. 2), pag. 501.
34) Ders., Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Hervorrufung. Sitzungsber. der bayr. Akad., math.-nat. Klasse 1896, pag. 448.
35) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 121.
36) Wilfahrt, Die landwirtschaftlichen Versuchsstationen 63, 1. Berlin 1906.
37) Deleano, Institut bot. Genéve 1907, Ser. 7.
38) Noel Bernard, L'évolution dans la symbiose. Ann. des sciences nat. 1909, 9eme série, Bot., Tome IX.
39) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.
40) Vöchting, Über die Keimung der Kartoffelknollen. Botan. Zeitung 1902, Bd. LX.

Figurenerklärung zu Tafel I—VII.

(Künstlerische Ausführung der Zeichnungen von Kunstmaler Dr. phil. Gustav Dunzinger, München.)

Fig. 1. Athyrium filix femina. Beginn der Regeneration an der Wundfläche der Keimpflanze. *A* Apikales, *B* basales Ende. 180mal vergr.

Fig. 2. Athyrium filix femina. Regenerat an der Wundfläche in einem späteren Stadium. *A* Apikales, *B* basales Ende, *Bl* Blattscheitelzelle. 180mal vergr.

Fig. 3. Athyrium filix femina. Das Regenerat entwickelte sich zu einem brombeerartigen Callusgebilde. *A* Apikales, *B* basales Ende, *Bl* Blattscheitelzelle. 90mal vergr.

Fig. 4. Athyrium filix femina. Regenerat mit Gefäßbündelanschluß (*G*) zu einem Zeitpunkte, wo eine Scheitelzelle noch nicht angelegt war. *A* Apikales, *B* basales Ende. 125mal vergr.

Fig. 5*a*. Athyrium filix femina. An der Wundfläche entstandenes Regenerat mit Scheitelzellwachstum. Optischer Längsschnitt. *Bl* Blattscheitelzelle, *H* Haare. 180mal vergr.

Fig. 5*b*. Dasselbe Regenerat in Aufsicht aus der Richtung des Pfeiles in Fig. 5*a*. *Bl* Blattscheitelzelle, *H* Haare. 180mal vergr.

Fig. 6. Athyrium filix femina. Abnormales Regenerat. *B* Blattartiges Callusgebilde, welches ein zweites sproßartiges Gebilde (*St*) umwölbt. Beide ohne Scheitelzellen. 180mal vergr.

Fig. 7 *a*. Athyrium filix femina. Abnormales Regenerat in Form einer napfartigen Calluswucherung. *A* Apikales, *B* basales Ende. Geöffnete Längsseite. 180mal vergr.

Fig. 7 *b*. Wie vorher. Geschlossene Längsseite. 180mal vergr.

Fig. 8. Osmunda regalis. Regenerat an der longitudinalen Verwundungsfläche der Keimpflanze. *L* Leitbündelanschluß, *R* Rhizoiden. 125mal vergr.

Fig. 9 *a*. Osmunda regalis. Längsschnitt durch das Stämmchen einer Keimpflanze mit horizontaler Verwundungsfläche. *W* Wundgewebe, *E* embryonale Zellgruppe, *G* Gefäßbündelanschluß, *B* stehengebliebene Blätter. 60mal vergr.

Fig. 9 *b*. Osmunda regalis. Wie vorher. Oberer Teil 135mal vergr.

Fig. 10 *a*. Osmunda regalis. Der Callus (*C*) an der Wundfläche zerreißt in mehrere Lappen, unter deren Schutze der Vegetationspunkt *E* sich bildet. *B* Blätter. 45mal vergr.

Fig. 10 *b*. Wie vorher. Oberster Teil 180mal vergr.

Fig. 11. Osmunda regalis. Regeneration an der horizontalen Schnittfläche. Fortgeschrittenes Stadium von Fig. 10. *A* Callusbildungen der Schnittfläche, *B* embryonale Gewebebildungen, *E* Gefäßbündelanschluß. 80mal vergr.

Fig. 12 *a*. Osmunda regalis. *B* Blattbildungen unabhängig vom neuen Sproßvegetationspunkte *V*, *A* abgestorbenes Wundgewebe, *W* Wurzeln. 45mal vergr.

Fig. 12 *b*. Osmunda regalis. *B* Blattbildungen unabhängig vom neuen Sproßvegetationspunkte *V*. Oberster Teil 180mal vergr.

Fig. 13. Osmunda regalis. Längsschnitt durch ein Regenerat, ohne daß sich an der Wundfläche ein Wundgewebe gebildet hätte. Die Callusknospe (*C*) durchbricht das abgestorbene Gewebe (*A*) an der Schnittfläche. 135mal vergr.

Fig. 14. Osmunda regalis. Regenerat im fortgeschrittenen Stadium. *Vb* Blatt-, *Vs* Sproßvegetationspunkt, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 15mal vergr.

Fig. 15 *a*. Osmunda regalis. Regenerat an einer älteren Keimpflanze. *Vs* Sproßvegetationspunkt, B_1 erstes (Keim-) Blatt ohne Scheitelzelle, B_2 zweites Blatt mit Blattvegetationspunkt *Vb*, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 10mal vergr.

Fig. 15 *b*. Wie vorher. Regenerat 40mal vergr.

Fig. 16. Nephrodium molle. Längsschnitt durch eine ältere, des Vegetationspunktes beraubte Keimpflanze. *S* Gebräunte Zellschicht an der Schnittfläche, *R* Regenerat mit Blattscheitelzelle, *L* Leitbündelanschluß, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 10mal vergr.

Fig. 17 *a*. Nephrodium molle. An der Wundfläche bildete sich ein callusartiges Wundgewebe (*C*). Am Rande das erste Blatt mit Blattvegetationspunkt (*Vb*) und an der Basis des ersteren der Sproßvegetationspunkt (*Va*). *Ca* Cambiumbildung, die Leitbündelenden verbindend; *G* Grundgewebe, *B* alte Blätter. 30mal vergr.

Fig. 17 *b*. Wie vorher. Regenerat 145 mal vergr.

Fig. 18. Osmunda regalis. Die beiden Gefäßbündelenden wurden, ein Fortschritt zu Fig. 17, durch einen bogenförmigen Gefäßteil (*T*) verbunden. *Ca* Cambiumbildung, *C* Callusgewebe, *G* Grundgewebe, *B* alte Blätter. 30mal vergr.

Fig. 19. Osmunda regalis. Das Regenerat (*R*) entsteht in der Blattachsel eines alten Blattes (*B*). *L* Leitbündelende an der Schnittfläche, *W* Wurzel. 30mal vergr.

Fig. 20 *a*. Osmunda regalis. *E* Regenerat in der Blattachsel eines alten Blattes (*B*). *L* Leitbündel. 20mal vergr.

Fig. 20 *b*. Wie vorher. Das Regenerat 90mal vergr. *Vb* Blattvegetationspunkt.

Fig. 21. Osmunda regalis. Die Schnittfläche entwickelte sich über dem horizontalen Gefäßbündel (*G*) zu einem Callushügel, an dessen Basis ein Blattvegetationspunkt (*Vb*). *W* Wurzel.

Fig. 22. Osmunda regalis. Auf einer Schnittfläche entstanden zwei Regenerate (*R*). *W* Wurzel. 30mal vergr.

Fig. 23 *a*. Osmunda regalis. Das Regenerat (*R*) entstand abseits der Schnittfläche (*S*) aus der unverletzten Epidermis. *B* Alte Blätter, *W* Wurzeln. 15mal vergr.

Fig. 23 *b*. Wie vorher. *S* Scheitelzellen, *H* Haare. Regenerat 200mal vergr.

Fig. 24. Osmunda regalis. Regenerat (*R*) abseits der Schnittfläche (*S*). *W* Wurzeln. Der Schnitt stammt von derselben Pflanze wie der in Fig. 19. 30mal vergr.

Fig. 25. Osmunda regalis. *C* Callusregenerat, *B* Blätter. 30mal vergr.

Fig. 26. Osmunda regalis. *C* Callusregenerat mit Sproßvegetationspunkt (*Vs*), *G* Gefäßbündelanschluß. 15mal vergr.

Fig. 27. Osmunda regalis. Regenerat mit Sproßvegetationspunkt (*Vs*), Blattvegetationspunkt (*Vb*) und prothalloiden Bildungen (*P*). 45mal vergr.

Fig. 28. Osmunda regalis, *Vs* Sproßvegetationspunkt mit Haaren und einer Spreuschuppe, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 45mal vergr.

Fig. 29 *a*. Pteris serrulata. *V* Vegetationspunkt, endogen entstanden, hat das Gewebe gesprengt. *S* Schnittfläche, *W* Wurzel. 20mal vergr.

Fig. 29 *b*. Wie vorher. Regenerat 90mal vergr.

Fig. 30. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt durch ein Internodium. Parenchymzellen an der Epidermis beginnen sich zu teilen. 40mal vergr.

Fig. 31. Phegopteris dryopteris. Das Regenerat durchbrach die Epidermis. 60mal vergr.

Fig. 32. Phegopteris dryopteris. Das Regenerat (*R*) teilte sich von Anfang an in mehrere Äste. *E* Epidermis, *P* Parenchym des Internodiums. 90mal vergr.

Fig. 33. Phegopteris dryopteris. Querschnitt durch ein Internodium. *R* Regenerat in drei Äste geteilt, *E* Epidermis. 15mal vergr.

Fig. 33 *a*. Wie vorher, Regenerat 90mal vergr.

Fig. 34. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt. Das Regenerat (*R*) bildet eine ungeteilte Callusknospe. *T* Tracheidenplatte. 15mal vergr.

Fig. 34 *a*. Wie vorher. Das Regenerat 90mal vergr. *S* Scheitelzellen.

Fig. 35. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt. *B* Regenerat, *T* Tracheidenplatte, *E* Epidermis. 30mal vergr.

Fig. 36. Phegopteris dryopteris. Querschnitt. Die Knospe (*C*) wird von einem blattartigen Gebilde (*B*) umhüllt. *S* Scheitelzellen, *E* Epidermis. 90mal vergr.

Fig. 37. Phegopteris dryopteris Querschnitt. *C* Callusregenerat mit dem ersten Blatte (*B*). *Sb* Blattscheitelzelle, *H* Holzbildung außerhalb des Internodiums. 40mal vergr.

Fig. 38. Phegopteris dryopteris. Regenerierte Pflanze. *V* Sproßvegetationspunkt, B_1, B_2 Blätter, *W* Wurzeln, *Tr* Trennungsstelle vom Internodium. 10mal vergr.

Fig. 39. Cystopteris fragilis. Längsschnitt durch ein Internodium. Auf der Schnittfläche (S—S) entstanden zwei Calluswucherungen (C). T Holzbildungen. 30mal vergr.

Fig. 40. Cystopteris fragilis. Längsschnitt. C Callusgebilde, unter deren Schutze sich die Stammknospe (V) entwickelt. 30mal vergr.

Fig. 41. Cystopteris fragilis. Längsschnitt. Regenerat aus der Epidermis (E), B Blatt, S Sproßvegetationspunkt. 30mal vergr.

Fig. 42. Cystopteris fragilis. Internodium mit mehreren von der Schnittfläche aus regenerierten Sprossen. 2mal vergr.

Fig. 43. Lycium halimifolium. Querschnitt. Eine Adventivwurzel (W) durchbricht die Rinde. H Holz, R_1 embryonales, R_2 ausgewachsenes Rindenparenchym, K Kork. 30mal vergr.

Fig. 44. Lycium halimifolium. Querschnitt. Das Rindengewebe überwallte den Wurzelstumpf (W), an der Spitze mit Wundgummi angefüllt. M Mark, H Holz, R Rinde, K Kork, Hy Hypodermis. 30mal vergr.

Fig. 45. Lycium halimifolium. Im Rindengewebe über dem Wurzelstumpf (W) entstand ein Wundholzknäuel (Wu). T Tracheidenzüge, H Holz, R_1 embryonales, R_2 erwachsenes Rindengewebe, K Kork, Hy Hypodermis. 30mal vergr.

Fig. 46. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Der abgeschnittene Wurzelstumpf ist kugelig angeschwollen. E Ansammlung embryonaler Zellen, Wu Wundholz, C Cambium, T (dunkel) alte mit Wundgummi erfüllte, (hell) neue Tracheidenzüge, H Holz, R Rinde, K Kork. 30mal vergr.

Fig. 47. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Die junge Knospe (V) entsteht ohne Anlage eines Wundholzknäuels. W Wurzelstumpf, T Tracheidenzüge, H Holz, R Rinde, K Kork. 30mal vergr.

Fig. 48. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Am alten Wurzelstumpfe (W) bildeten sich zwei kugelschalenartige Holzkörper (C). H Holz, R Rindengewebe. 30mal vergr.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Lebenslauf.

Geboren am 30. September 1870 zu Klagenfurt in Kärnten, Österreich, als Sohn eines Gerichtsbeamten, besuchte ich in den Jahren 1880 bis 1889 das Staatsgymnasium daselbst, trat hernach in das k. und k. Heer ein, in welchem ich als Offizier bis zum Jahre 1906 aktiv diente.

Krankheitshalber außer Dienst gestellt, bezog ich im Wintersemester desselben Jahres die Universität München und hörte die Vorlesungen der Professoren von Baeyer, Doflein, Giesenhagen, von Goebel, Goldschmidt, Hegi, von Hertwig, von Roentgen, Rothpletz.

Die Promotion erfolgte am 23. Mai 1910.

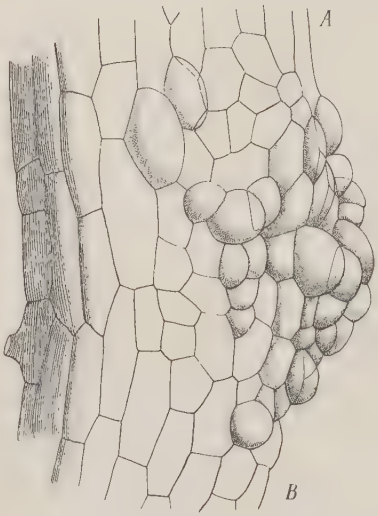


Fig. 1.

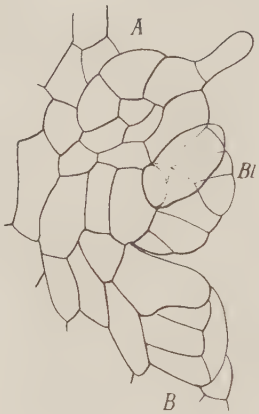


Fig. 2.

Fig. 4.

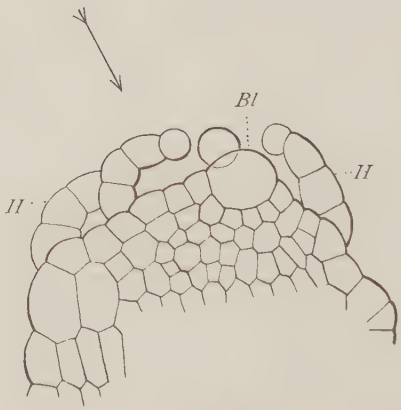


Fig. 5*a*.

Fig

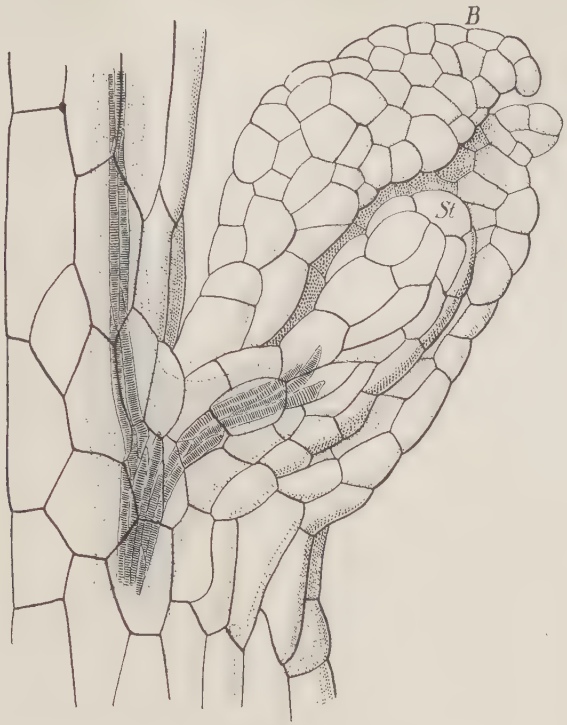


Fig. 6.

Fig. 7 *a*.

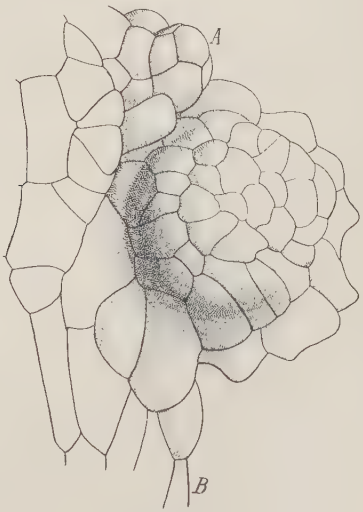


Fig. 7 *b*.

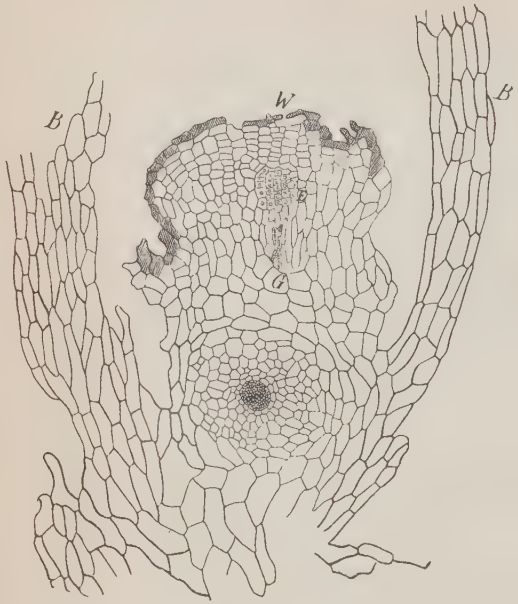


Fig. 9*a*.

Fig. 9*b*.

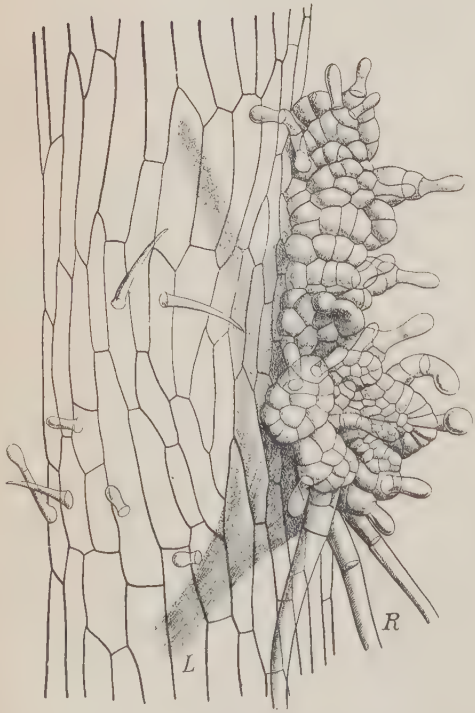


Fig. 8.

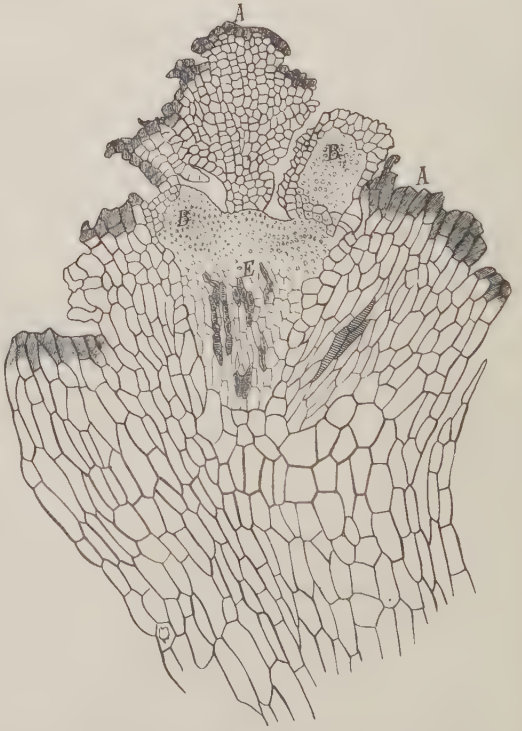


Fig. 11.

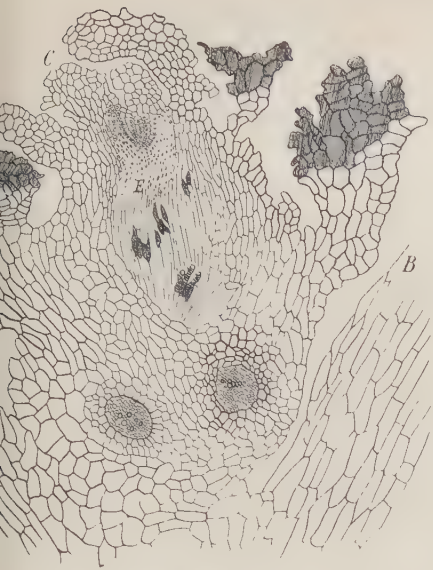


Fig. 10*a*.

Fig 12*a*.

Fig. 10*b*.

Fig. 12*b*.

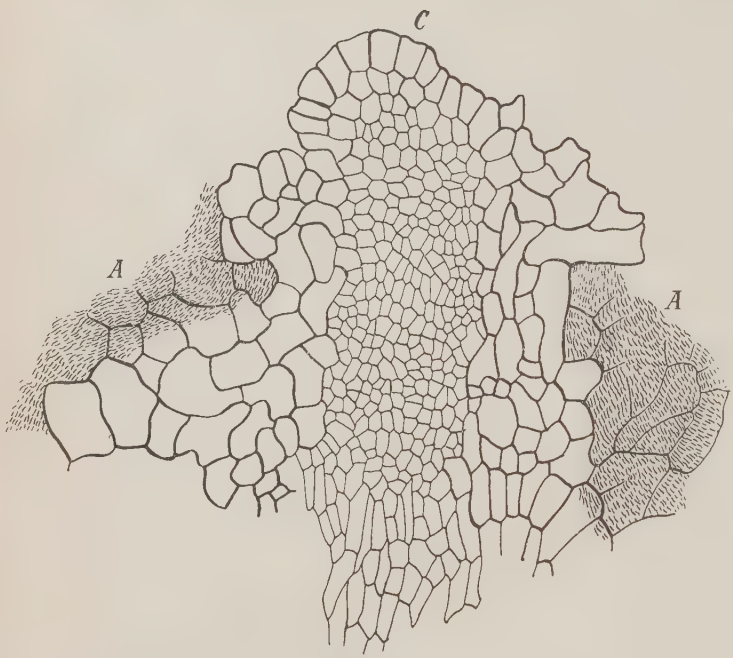
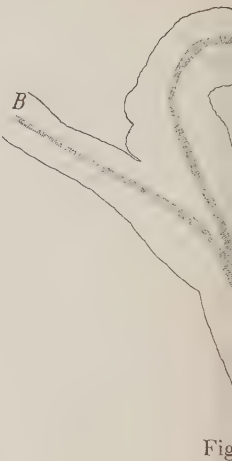


Fig. 13.



Fig

Fig. 16.

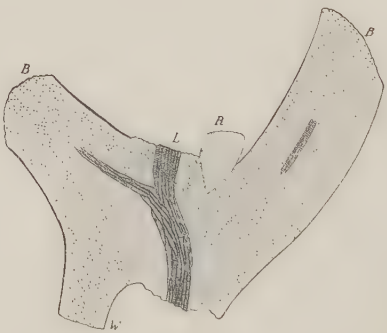


Fig. 19.

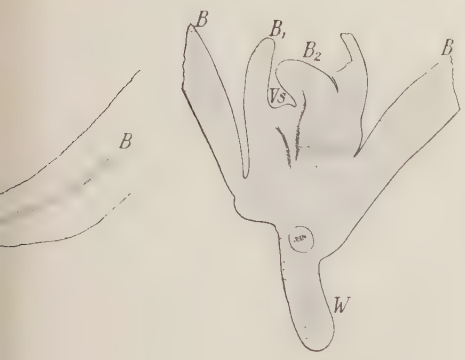


Fig. 15 *a*.

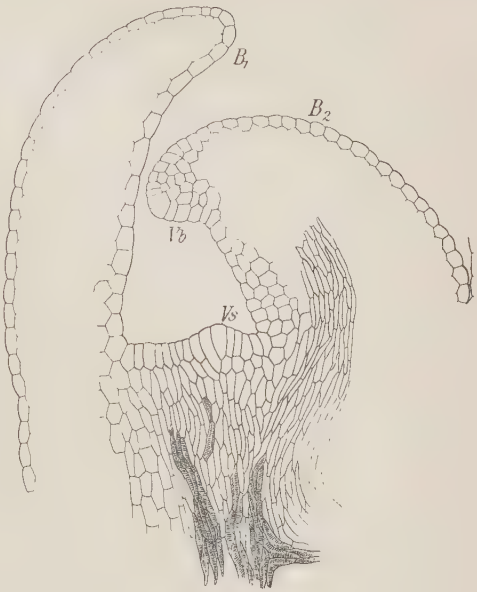
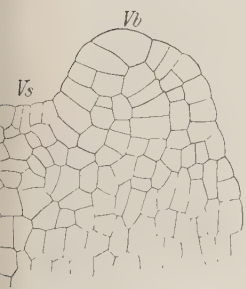


Fig. 15 *b*.

17 *a*.



17 *b*.

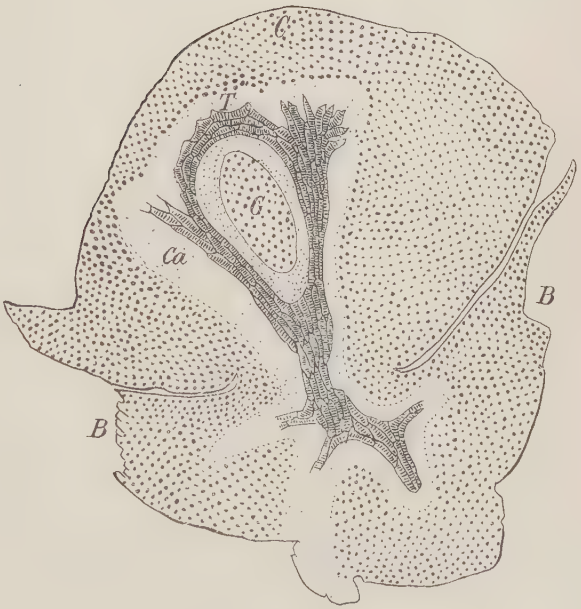


Fig. 18.

Fig. 20*a*.

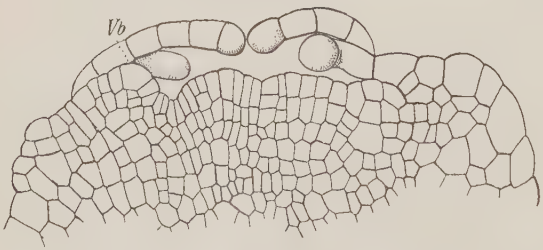


Fig. 20*b*.

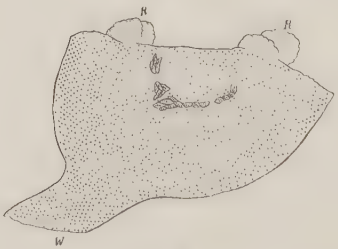


Fig. 22.

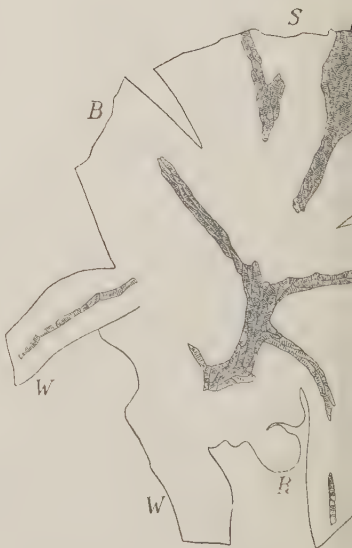


Fig. 23*a*.

Fig. 21.

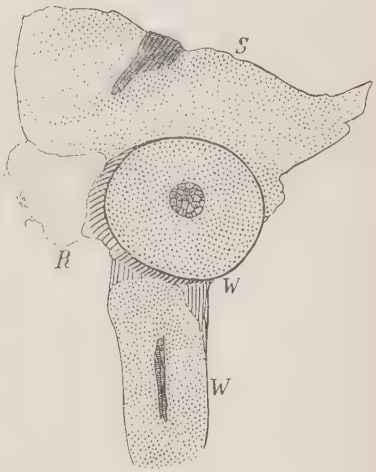


Fig. 24.

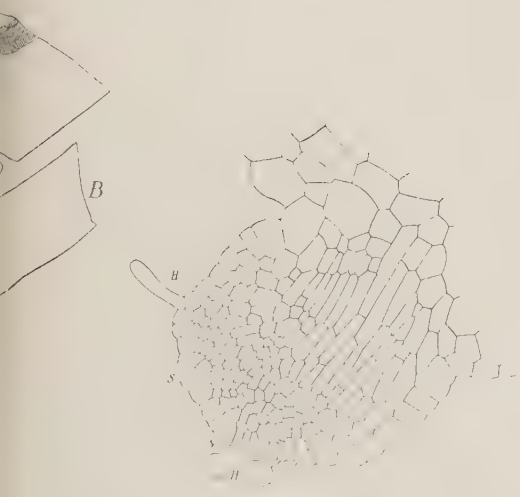


Fig. 23 *b*.

Fig. 25.

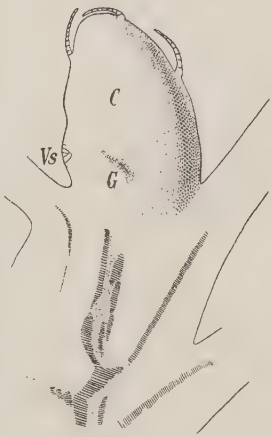


Fig. 26.

Fig. 27.

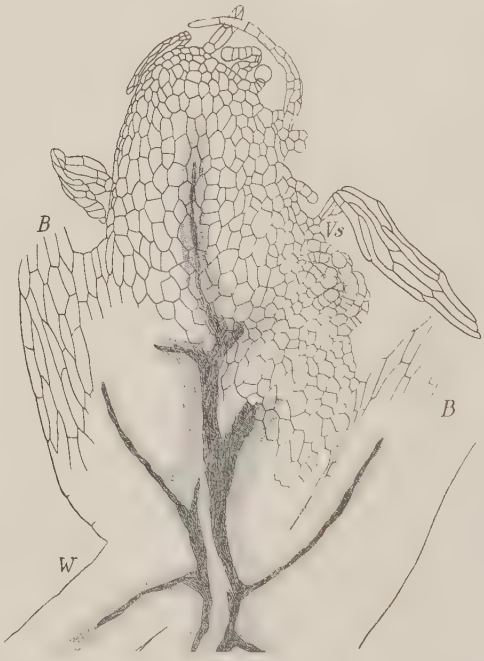


Fig 28.

Fig. 29 *a*.

Fig. 29 *b*.

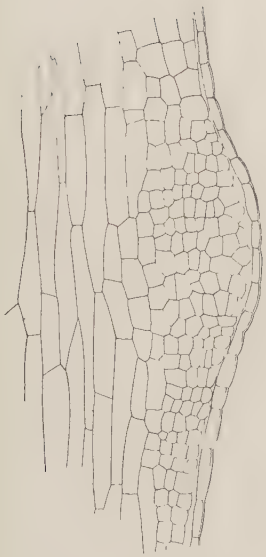


Fig. 30.

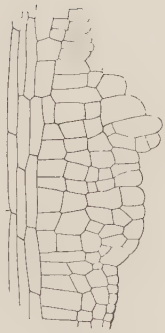


Fig. 31.

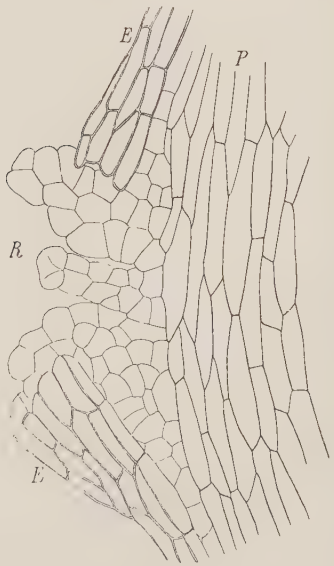


Fig. 32.

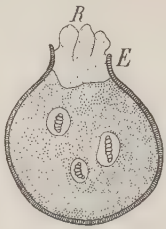


Fig. 33.

Fig. 34.

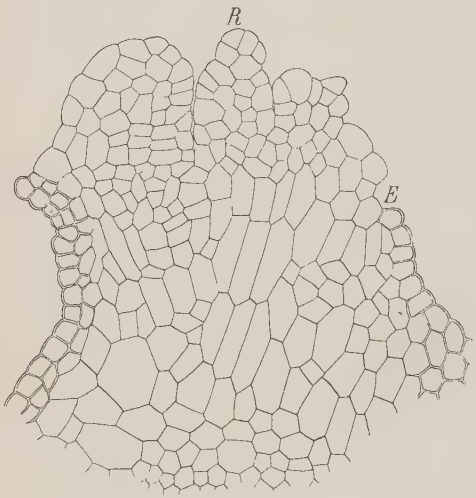


Fig. 33 *a*.

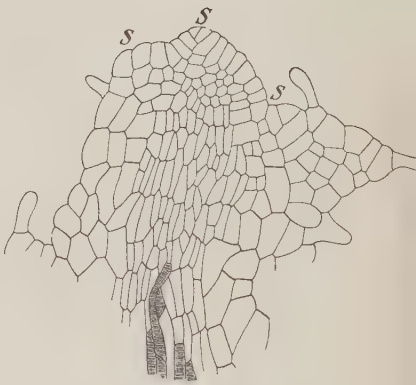


Fig. 34 *a*.

Fig. 36.

Fig. 35.

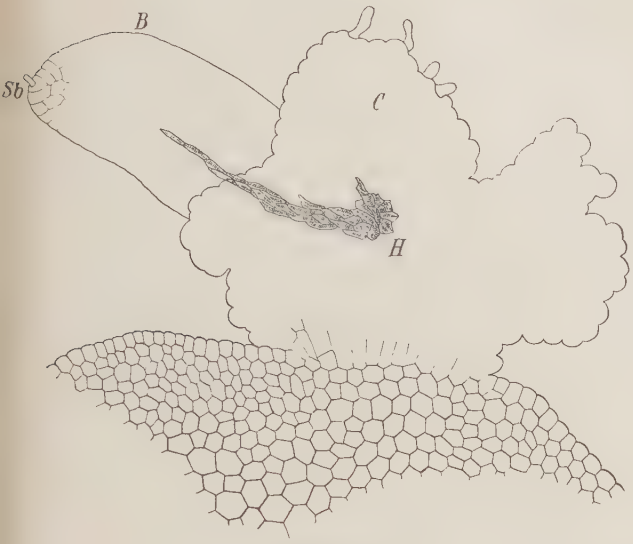


Fig. 37.

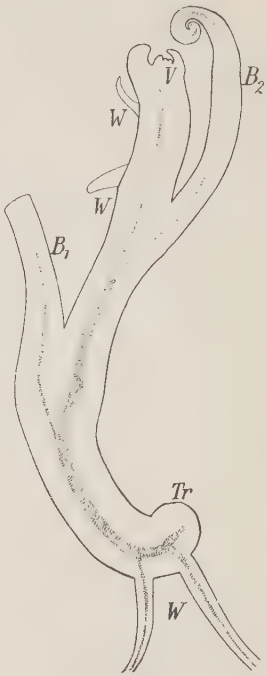


Fig. 38.

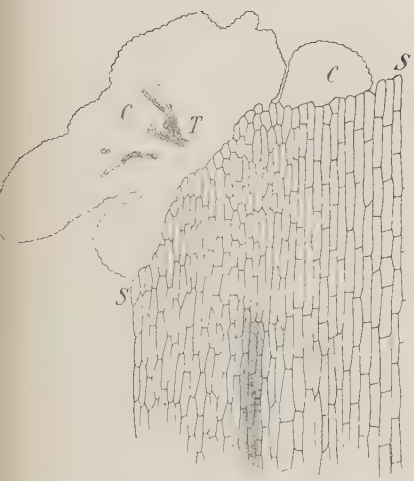


Fig. 39.

Fig. 40.

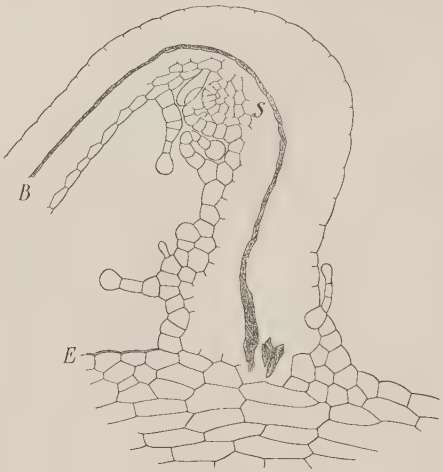


Fig. 41.

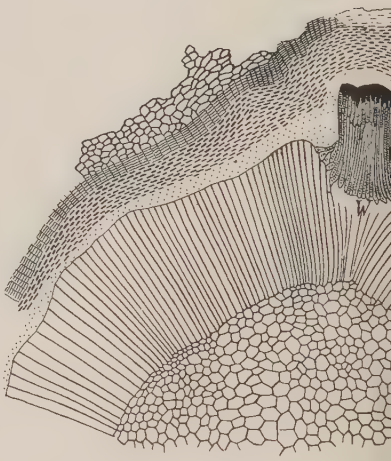


Fig.

Fig. 42.

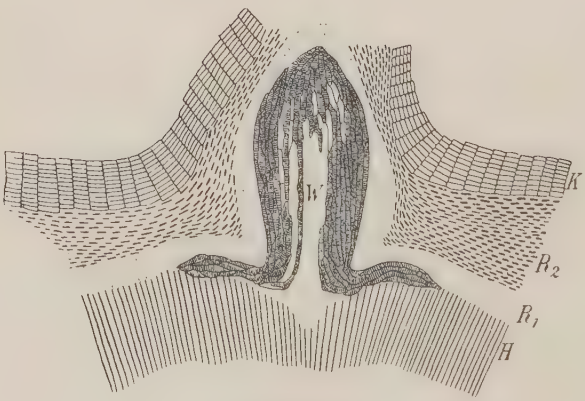
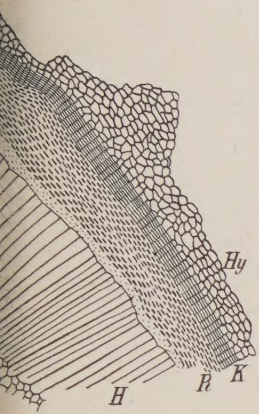


Fig. 43.



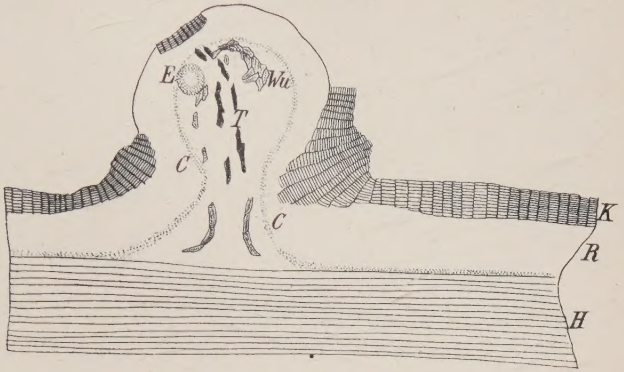


Fig. 46.

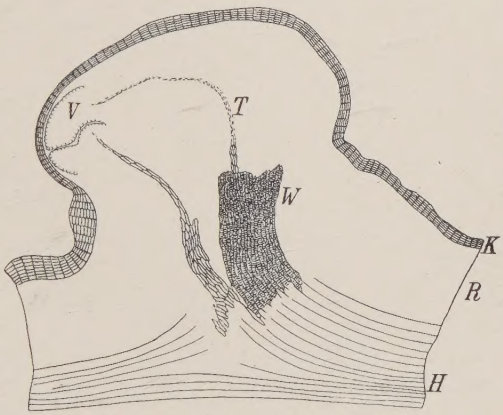
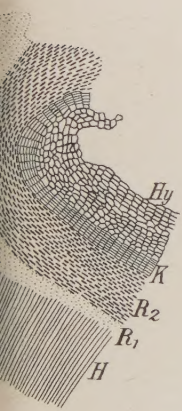


Fig. 47.



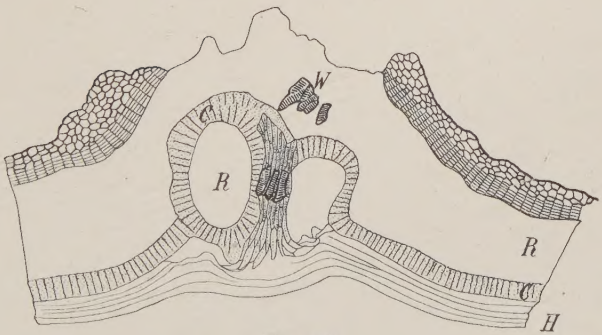


Fig. 48.